

57.023

В 21.



К. В. Ватти

М. М. Тихомирова

**РУКОВОДСТВО  
К ПРАКТИЧЕСКИМ  
ЗАНЯТИЯМ  
ПО ГЕНЕТИКЕ**







К. В. Ватти  
М. М. Тихомирова

# РУКОВОДСТВО К ПРАКТИЧЕСКИМ ЗАНЯТИЯМ ПО ГЕНЕТИКЕ

Допущено  
Министерством просвещения СССР  
в качестве учебного пособия для студентов  
биологических факультетов педагогических  
институтов

Издание 2-е, исправленное

МОСКВА «ПРОСВЕЩЕНИЕ» 1979



57.023

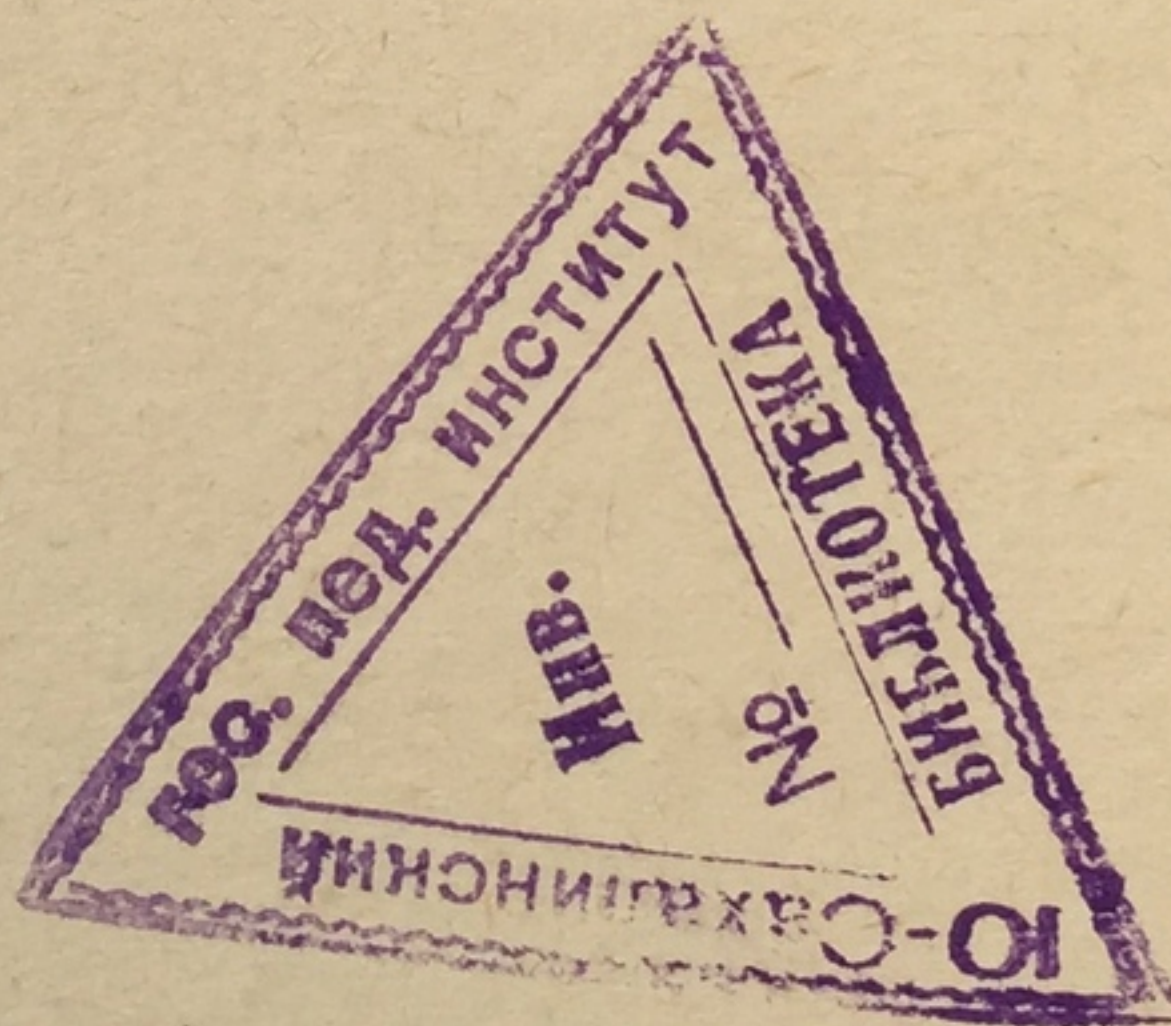
28.04

B21

Рецензенты:

профессор О. Н. Сазонова, С. И. Мезина, доцент Н. А. Топорнина

334865



60602-384  
103(03)-79

47-79

4309021000

© Издательство «Просвещение» 1979 г.



## СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие ко второму изданию . . . . .	3
Предисловие к первому изданию . . . . .	3

<b>Цитологические основы размножения и материальные осно- вы наследственности . . . . .</b>	<b>5</b>
---	----------

### Занятие 1

Тема. Цитологические основы бесполого размножения. Митоз. Карио- типы. Тонкое строение хромосом . . . . .	5
Выполнение работы . . . . .	11
Вопросы и задачи . . . . .	13

### Занятие 2

Тема. Цитологические основы полового размножения. Мейоз . . . . .	14
Выполнение работы . . . . .	19
Вопросы и задачи . . . . .	21

### Занятие 3

Тема. Гаметогенез у животных, спорогенез и гаметогенез у растений и процесс оплодотворения . . . . .	22
Выполнение работы . . . . .	28
Вопросы и задачи . . . . .	31

<b>Генетический анализ закономерностей наследования . . . . .</b>	<b>33</b>
---	-----------

### Занятие 4

Тема. Моногибридное скрещивание . . . . .	34
Выполнение работы . . . . .	43
Вопросы и задачи . . . . .	47

### Занятие 5

Тема. Дигибридное скрещивание . . . . .	52
Выполнение работы . . . . .	57
Вопросы и задачи . . . . .	60



### Занятие 6

Тема. Взаимодействие генов . . . . .	64
Выполнение работы . . . . .	70
Вопросы и задачи . . . . .	71

### Занятие 7

Тема. Наследование признаков, сцепленных с полом . . . . .	75
Выполнение работы . . . . .	81
Вопросы и задачи . . . . .	84

### Занятие 8

Тема. Сцепленное наследование и кроссинговер. Закономерности сцепленного наследования. Учет расщепления в анализирующем скрещивании тригетерозиготы со сцепленными генами . . . . .	88
Выполнение работы . . . . .	92
Вопросы и задачи . . . . .	93

### Занятие 9

Тема. Генетический анализ кроссинговера. Построение генетической карты . . . . .	96
Выполнение работы . . . . .	101
Вопросы и задачи . . . . .	105

### Изменчивость и методы ее изучения . . . . . 110

### Занятие 10

Тема. Мутационная изменчивость. Множественный аллелизм. Критерий аллелизма . . . . .	110
Выполнение работы . . . . .	113
Вопросы и задачи . . . . .	117

### Занятие 11

Тема. Мутационная изменчивость. Хромосомные перестройки . . . . .	118
Выполнение работы . . . . .	121
Вопросы и задачи . . . . .	125

### Занятие 12

Тема. Геномные мутации (полиплоидия) . . . . .	127
Выполнение работы . . . . .	128
Вопросы и задачи . . . . .	133

### Занятие 13

Тема. Модификационная изменчивость . . . . .	134
Выполнение работы . . . . .	138
Вопросы и задачи . . . . .	148



Генетика популяций . . . . . 150

Занятие 14

Тема. Наследование в популяциях . . . . . 150

Выполнение работы . . . . . 154

Вопросы и задачи . . . . . 161

Рекомендуемая литература . . . . . 163

Приложение I. Подготовка материала и оборудования к занятиям 164

Приложение II. Справочная таблица диплоидного числа ( $2n$ ) хромосом . . . . . 176

Приложение III. Список линий дрозофилы, необходимых для осуществления практических занятий по генетике . . . . . 179

Приложение IV. Контрольные задачи . . . . . 180



*Посвящается  
светлой памяти учителя  
Михаила Ефимовича Лобашева*

## ПРЕДИСЛОВИЕ КО ВТОРОМУ ИЗДАНИЮ

«Руководство к практическим занятиям по генетике» было написано как дополнение к учебнику М. Е. Лобашева, К. В. Ватти и М. М. Тихомировой «Генетика с основами селекции». Содержание его предусматривает практическое знакомство студентов с фундаментальными законами наследования, материальными основами наследственности и закономерностями изменчивости и не касается теоретических проблем генетики, которые претерпели за это время большие изменения. Поэтому авторы сочли возможным во втором издании сохранить содержание практических занятий без изменений. Исправлены лишь замеченные опечатки и неточности.

Авторы будут благодарны за все замечания и пожелания, которые читатели могут послать по адресу:

199164, Ленинград, ЛГУ, кафедра генетики и селекции.

*Авторы*

## ПРЕДИСЛОВИЕ К ПЕРВОМУ ИЗДАНИЮ

Усвоение любого теоретического курса легче всего осуществляется через практические занятия. Они облегчают понимание и запоминание фактического материала, развивают творческое мышление.

Руководство к практическим занятиям по генетике имеет особое важное значение для усвоения таких основных вопросов, как материальные основы наследственности, применение гибридологического анализа к изучению наследственности, наследования и изменчивости.

Обучающийся должен на опыте убедиться в том, что генетика основывается на строгих законах, позволяющих предвидеть то или иное явление и точно рассчитать его количественные закономерности. Это возможно потому, что генетика имеет дело с твердо установленной единицей измерения наследственности и изменчивости, именуемой геном.

Генетический опыт в дополнение к лекционному курсу способствует пониманию значения генетики для биологии в целом.



Авторы пособия имеют большой опыт преподавания теоретического курса генетики и проведения практических занятий и удачно дополнили теоретический курс, изложенный в учебнике «Генетика с основами селекции» (М., «Просвещение», 1970), практическими занятиями. Два этих пособия, вместе взятые, полностью охватывают программу по генетике с основами селекции для педагогических институтов.

Разнообразие растительных и животных объектов, использованных в пособии, позволяет применительно к местным условиям и опыту преподавателя варьировать не только сам материал, но и его объем при проведении занятий.

Подача практического материала в сочетании с решением теоретических задач увеличивает маневренность проведения занятий и способствует выработке генетической логики у студента, а, кроме того, преподавателю это дает возможность проверить усвоение материала.

Введение специального раздела «Подготовка материала» позволяет будущему учителю подготовиться к постановке генетических опытов в школе.

Доктор биологических наук, профессор

М. Е. Лобашев

ЦИТОЛОГ

Каждый  
тельных пок  
низмов восп  
следственно  
в неизменно  
гих лет. Ка  
спечивающи

Преемств  
в процессе и  
основ насле  
с цитологии

В природ  
полное и пол  
друг от друг  
вые клетки с  
При бесполо  
дая из котор

Выделяю  
организм-раз  
тканей (клуб  
ния принци  
ве, так же к  
соматических

При всех  
лений являет  
бой материал

Тема.  
Цитологические  
основы бесполо  
размножения. М  
Кариотипы. Тонк  
строение хромос  
ниями клетка  
составляют к  
ряд изменений  
зу, метафазу



## ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАЗМНОЖЕНИЯ И МАТЕРИАЛЬНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Каждый вид животных и растений сохраняет в ряду последовательных поколений характерные для него черты. Это свойство организмов воспроизводить себе подобное потомство определяется наследственностью. Наследственность обеспечивает сохранение видов в неизменном состоянии в большом числе поколений в течение многих лет. Каковы же материальные основы наследственности, обеспечивающие преемственность в поколениях?

Преемственность организмов в ряду поколений осуществляется в процессе их размножения. Вот почему для изучения материальных основ наследственности необходимо, прежде всего, знакомство с цитологическими основами размножения организмов.

В природе существуют два основных способа размножения: бесполое и половое. Они, как известно, принципиально отличаются друг от друга. При половом размножении, как правило, две половые клетки соединяются и дают начало одному новому организму. При бесполом размножении из одной клетки образуются две, каждая из которых дает начало новому организму.

Выделяют еще вегетативное размножение, при котором новый организм развивается из группы специализированных клеток или тканей (клубни, луковицы, корневища и т. д.). Этот тип размножения принципиально не отличается от бесполого, так как в его основе, так же как и в основе бесполого размножения, лежит деление соматических клеток.

При всех способах размножения связующим звеном двух поколений является клетка. Ее основные структуры и представляют собой материальные основы наследственности.

### ЗАНЯТИЕ 1

Т е м а.

Цитологические  
основы бесполого  
размножения. Митоз.  
Кариотипы. Тонкое  
строение хромосом.

В основе бесполого и вегетативного размножения организмов лежит деление клетки. Наиболее универсальным способом деления клетки является митоз, который состоит из собственно деления ядра — кариокинеза и деления цитоплазмы — цитокинеза. В период между делениями клетка находится в стадии интерфазы. Интерфаза и митоз составляют клеточный цикл. В ходе митоза клетка претерпевает ряд изменений, которые подразделяются на несколько фаз: профазу, метафазу, анафазу и телофазу (рис. 1).



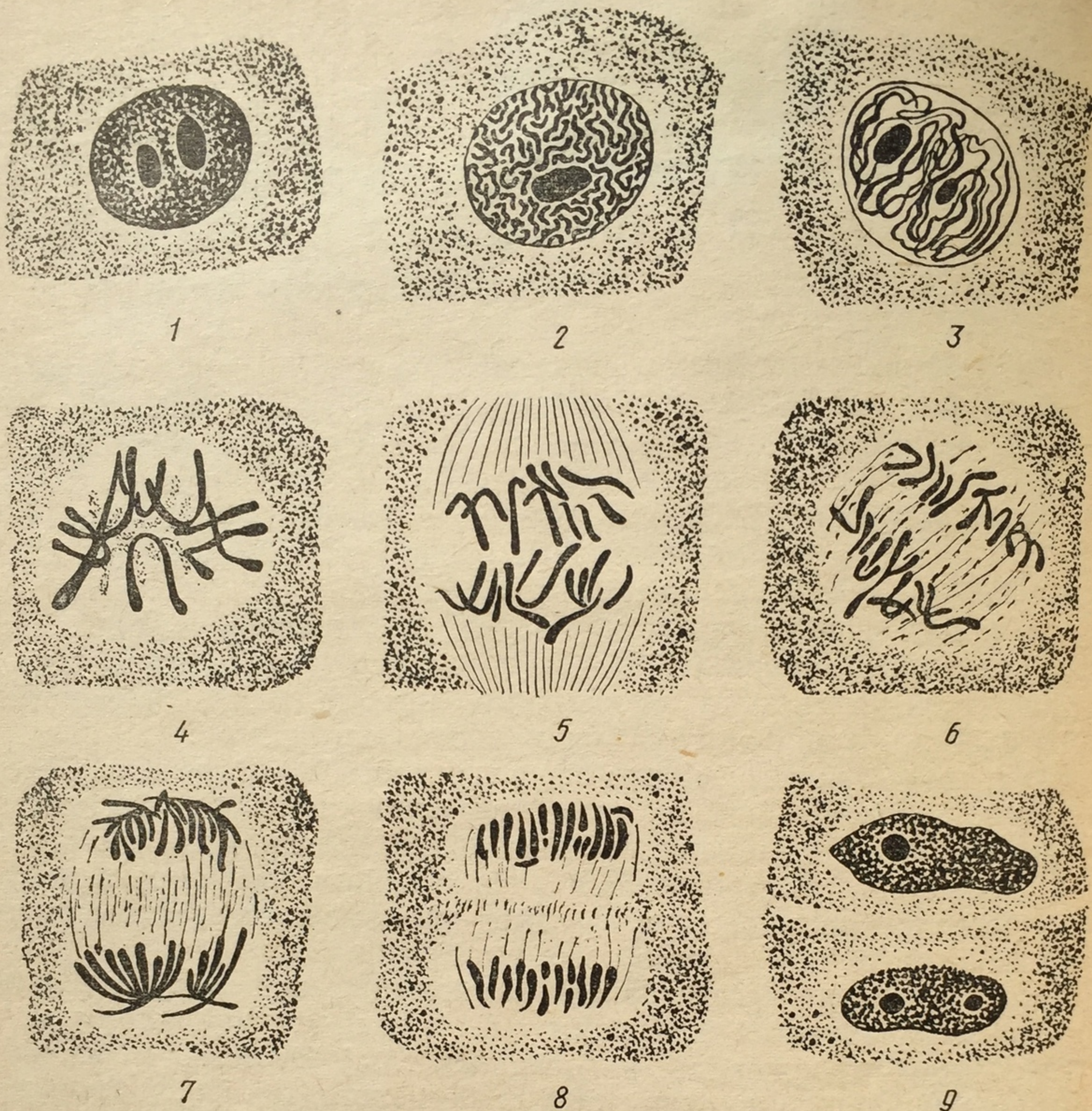


Рис. 1. Схема митоза в клетках кончика корешка лука (*Allium sera*):  
1 — интерфаза; 2, 3 — профаза; 4 — метафаза; 5, 6 — анафаза; 7, 8 — телофаза; 9 — образование двух клеток.

В интерфазе, когда клетка не делится, происходят интенсивные метаболические процессы. Идет синтез различных веществ, связанный как со специализированной деятельностью клетки, так и с синтезом веществ, необходимых для ее деления. Интерфазу делят, по крайней мере, на три периода, или фазы. После деления наступает фаза  $G_1$  (джи-один); название происходит от слова «gap», что значит интервал. В это время в клетке идет интенсивное накопление различных веществ: нуклеотидов, аминокислот, ферментов, веществ, служащих источниками энергии, и т. д. Эта фаза самая длительная. Затем наступает фаза синтеза дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) — фаза  $S$  (эс). Количество ДНК в клетке удваивается. Синтезируются в это время и другие вещества — рибонуклеиновая кислота (РНК) и белки. Затем наступает фаза  $G_2$  (джи-

два), постсинтеза), характеризует клетку в это время. Количество препаратов ядер цитоплазмы образуются. Содержимое, красители интенсивно используются для изучения интерфазы. Именно репродуцирующая структура их как вступает в процесс. В профазе видны хорошо спирализирующиеся из двух участков — центромер в процессе реорганизации, что как молекул ДНК. Явления — ахроматиды являются белковыми запасаются в ядрышко (кариоплазма). Кариоплазма — обособленная характеристика, характеризующаяся тем, что в центриольную. Две центриоли, прикрепленные к плоскости метафазной веретена, то есть к плоскости и образуют пластину. На стадии, как в это время, связана хромосома, не так плотно упакована, как в это время. Соматом на этой стадии, что в процессе содержания.



два), постсинтетическая (относительно синтеза ДНК), которая характеризуется продолжением синтеза РНК и других веществ. Клетка в это время накапливает энергию для последующего митоза. Количество ДНК больше не изменяется. На цитологических препаратах ядро в этот момент имеет четкие границы (отделено от цитоплазмы оболочкой), а в нем хорошо видно одно или несколько ядрышек. Содержимое ядра при обработке специальными, основными, красителями имеет слабоокрашенную сетчатую структуру с интенсивно окрашенными глыбками хроматина (см. рис. 1, 1). При изучении интерфазы встречается существенная трудность: хромосомы именно в этот момент клеточного цикла функционируют и репродуцируются, но они не видимы под микроскопом, а поэтому структура их в интерфазе плохо изучена. Готовая к делению клетка вступает в митоз.

В профазе идут процессы, приводящие к тому, что в ядре становятся хорошо различимыми отдельные нити — хромосомы. Хромосомы спирализуются и видны в это время как структуры, состоящие из двух половин — хроматид, соединенных одним общим участком — центромерой. Хроматиды образовались в интерфазе, в процессе редупликации хромосом. Редупликация идет таким образом, что каждая хроматида имеет как старые, так и новые нити молекул ДНК. В клетке появляется специальный аппарат деления — ахроматиновое веретено, основным компонентом которого являются белки. Белки, необходимые для его построения, также запасаются в период интерфазы. Оболочка ядра исчезает, исчезает ядрышко (см. рис. 1, 2, 3).

Кариоплазма и цитоплазма смешиваются. Клетка, уже не имеющая обособленного ядра, вступает в другую фазу — прометафазу, характеризующуюся движением хромосом (метакинез), при котором все центромеры перемещаются в одну плоскость — экваториальную. Движение хромосом осуществляется за счет нитей веретена, прикрепляющихся к центромерным участкам.

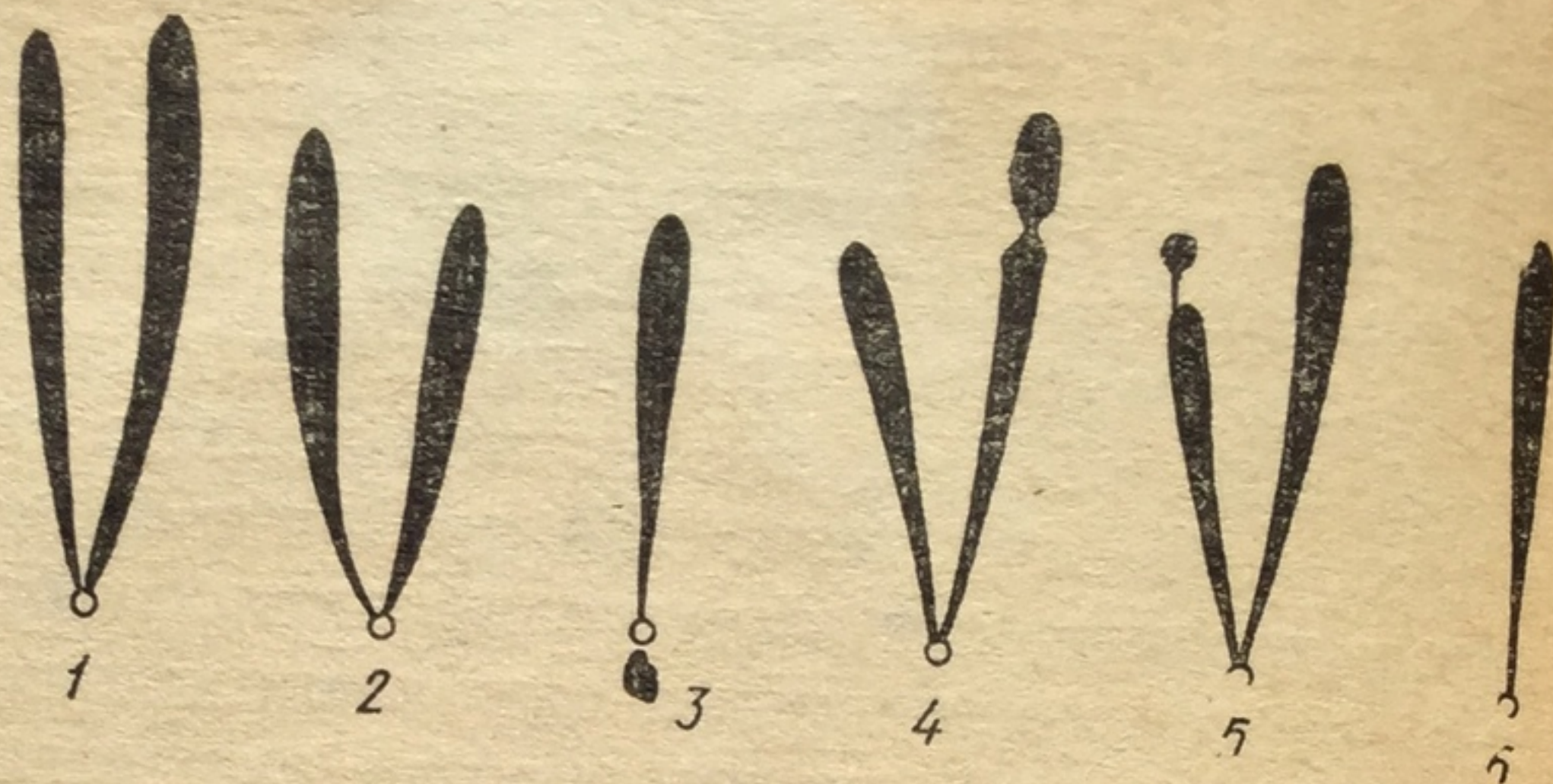
Как только центромеры всех хромосом окажутся в экваториальной плоскости, можно говорить о том, что клетка находится в стадии метафазы (см. рис. 1, 4). Если посмотреть на клетку с полюса веретена, то хорошо видно, что все хромосомы лежат в одной плоскости и образуют так называемую экваториальную или метафазную пластинку. В этой стадии легко подсчитать число хромосом в клетке, описать их структуру, определить размеры.

На стадии метафазы хромосомы имеют самую малую длину, так как в это время они сильно спирализованы и конденсированы. Толщина хромосом, наоборот, достигает в это время максимума. Это связано не только с процессом их спирализации и конденсации, т. е. плотной укладкой нитей хромосом, но, очевидно, и с обволакиванием их различными веществами. Своеобразная оболочка хромосом на этой стадии получила название матрикса. Необходимо отметить, что в понятие матрикс в разное время вкладывали разное содержание. После проведения электронномикроскопических иссле-



Рис. 2. Типы метафазных хромосом:

1 — метацентрическая; 2 — субметацентрическая; 3 — акроцентрическая; 4 — субметацентрическая со вторичной перетяжкой; 5 — спутничная; 6 — телоцентрическая.



дований существование матрикса было вообще отвергнуто, так как считали, что появление его в поздней профазе — результат артефакта, сжатия хромосом при фиксации. Сейчас, после специальной обработки хромосом солями кобальта, удалось показать, что матрикс образуется главным образом за счет веществ ядрышка и сохраняется вплоть до телофазы. Роль его еще недостаточно хорошо изучена, но несомненно, что хромосомы выступают здесь в роли структур, с помощью которых рибонуклеопротейиды ядрышка могут переноситься в дочерние клетки.

Форму метафазной хромосомы определяет положение центромеры (рис. 2). Метацентрические хромосомы — равноплечие со средним положением центромеры (рис. 2, 1), субметацентрические — неравноплечие (рис. 2, 2), акроцентрические — с одним очень малым плечом (рис. 2, 3) и телоцентрические — без второго плеча (рис. 2, 6). Есть хромосомы, которые, кроме одной первичной перетяжки (центромерный участок), имеют еще одну — вторичную перетяжку, которая связана с образованием ядрышка (рис. 2, 4). У некоторых хромосом благодаря этому небольшой участок оказывается отделенным от основной массы хромосомы тонкой нитью. Такой отделенный участок называют спутником, а самую хромосому спутничной (рис. 2, 5). Благодаря тому что каждая хромосома в метафазе может быть охарактеризована по форме и размеру, а они константны для вида, можно идентифицировать хромосомы и для удобства изучения присваивать им определенные номера.

Следующая фаза митоза — анафаза — характеризуется делением центромерного участка, благодаря чему хроматиды становятся хромосомами. Нити веретена, идущие от двух полюсов, были прикреплены к центромере так, что после ее деления начинают растягивать хромосомы к противоположным полюсам (рис. 1, 5, 6). В конце анафазы у каждого полюса бывает столько хромосом, сколько их было в клетке в профазе.

Телофаза — фаза, в которой совершаются все процессы, имевшие место в профазе, но в обратном порядке. Хромосомы деконденсируются и деспирализуются, становятся очень тонкими и длинными, так что под микроскопом в ядре вновь видна лишь сетчатая структура. Появляются ядрышки (их синтезируют хромосомы, имеющие вторичную перетяжку), причем в таком же числе, как в про-

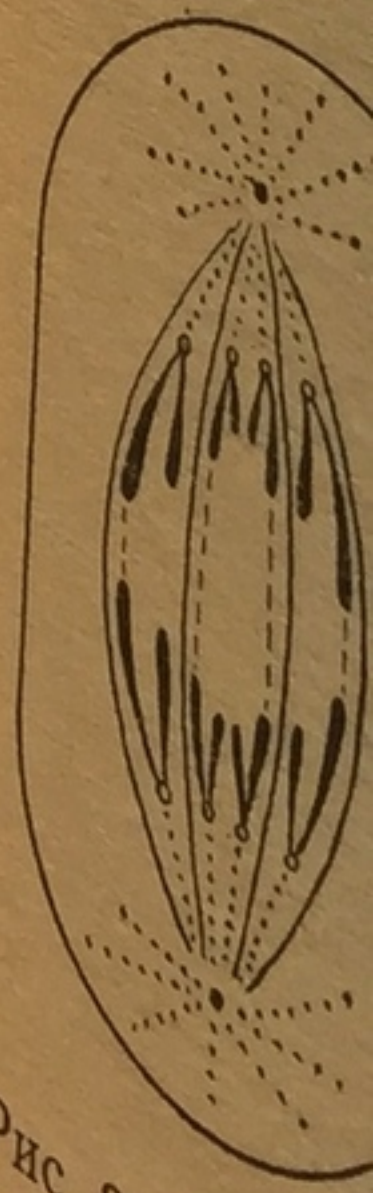


Рис. 3. Схема митоза: 1 — анафаза; 2 — телофаза; 3 — цитокинез растительной клетки.



фазе. Появляется ядерная оболочка (рис. 1, 7, 8). На этом заканчивается кариокинез, деление ядра.

Органоиды цитоплазмы редуплицируются и распределяются между дочерними клетками случайно, но более или менее равномерно. Цитокинез — деление клетки происходит по-разному у животных и растений (рис. 3). Животная клетка делится путем перетяжки за счет сократительных свойств кортикального слоя. Деление идет посередине клетки от периферии к центру. В растительной клетке, наоборот, клеточная оболочка образуется за счет элементов фрагмопласта от центра к периферии. К числу особенностей животных клеток следует отнести еще наличие у них centrosом (табл. I, А, 1). Centrosомы состоят из двух компонентов: центриолей и centrosферы — особым образом дифференцированного участка цитоплазмы вокруг центриолей. С ними связано формирование веретена в делящихся клетках. В растительных клетках веретено закладывается по типу «полярных колпачков» без видимого организующего центра (центриолей) (табл. I, А, 2).

В результате митоза из одной клетки образуются две, имеющие идентичные хромосомы (рис. 1, 9). Таким образом, митоз обеспечивает преемственность и постоянство числа и набора, т. е. качественной специфичности хромосом в последовательных поколениях делящихся клеток.

Благодаря митозу во всех клетках многоклеточного организма, а у одноклеточных — в последовательном ряду поколений поддерживается постоянный набор хромосом. Набор хромосом соматической клетки, типичный для данной систематической группы животных или растений, называют кариотипом. Каждому виду организмов присущ определенный кариотип (табл. I, Б).

При внимательном рассмотрении кариотипов (метафазные пластинки) можно заметить, что хромосомы встречаются парами (у диплоидных организмов). Одинаковые хромосомы каждой пары, т. е. гомологичные, при идентификации обозначаются одним номером.

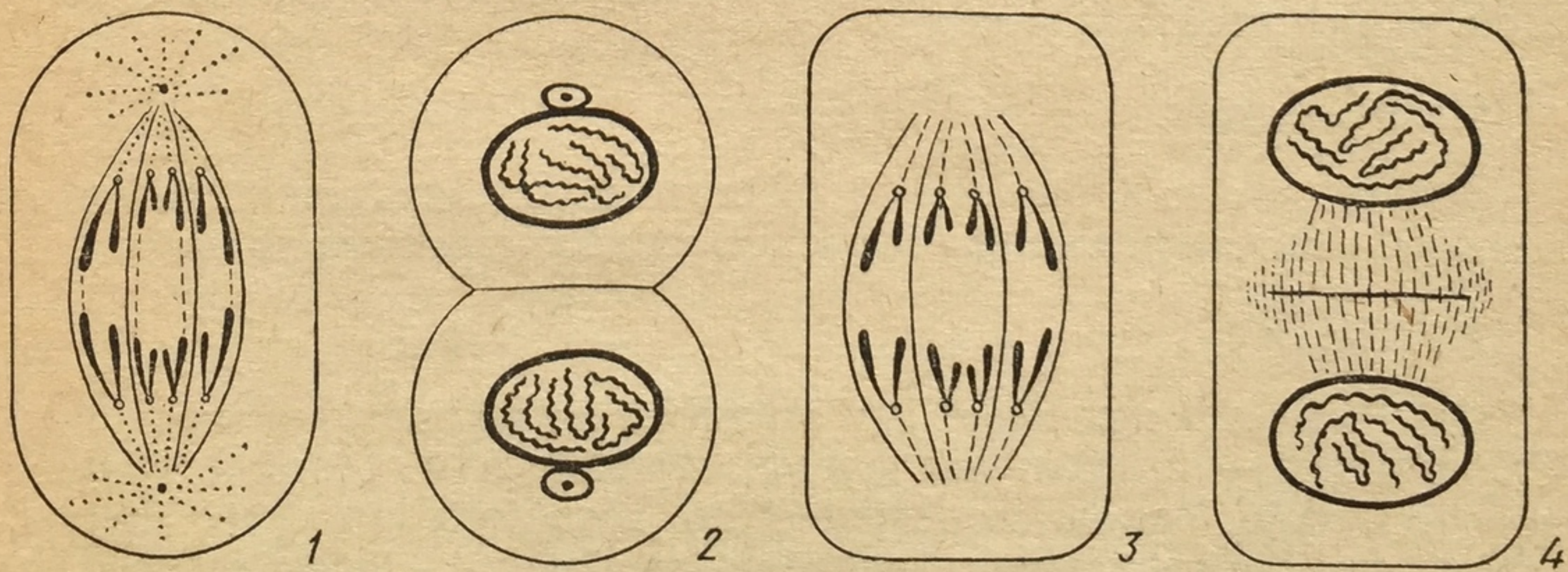


Рис. 3. Схема цитокинеза животной и растительной клеток:

1 — анафаза; 2 — телофаза и цитокинез животной клетки; 3 — анафаза; 4 — телофаза и цитокинез растительной клетки.



При рассмотрении метафазной пластинки в соматической клетке человека можно сосчитать 46 хромосом, но так как каждая имеет парную, гомологичную, то при нумерации им дано 23 номера. Если клетка имеет диплоидный набор 12 хромосом, то это значит, что в клетке есть 6 пар хромосом. Диплоидные числа ( $2n$ ) хромосом у некоторых животных и растений приводятся в приложении II.

При анализе хромосом в митозе в обычный световой микроскоп можно рассмотреть лишь их грубую структуру. Видно только, что в профазе они состоят из двух хроматид. Их тонкое строение и дифференциацию по длине хорошо изучать на гигантских хромосомах.

Эндомитоз — это увеличение числа хромосом за счет их репродукции без деления ядра и клетки. Как частный случай эндомитоза известна политения, т. е. редупликация хромосом без увеличения их числа, за счет того, что редуплицированные хроматиды остаются лежать, плотно прилегая друг к другу.

Если хромосома, состоящая из двух нитей (хроматид), будет девять раз последовательно удваиваться, то число нитей (хромонем) в политенной хромосоме составит 1024. Так и возникает гигантская хромосома. За счет частичной деспирализации хромонем длина гигантской хромосомы увеличивается в 100—200 раз по сравнению с метафазной. Гигантские хромосомы встречаются в слюнных железах, в клетках кишечника, мальпигиевых сосудов у двукрылых насекомых (личинки мотыля из сем. Chironomidae, личинки дрозофилы из сем. Drosophilidae), у растений (в антиподах), у некоторых простейших.

При рассмотрении гигантских хромосом прежде всего видна их поперечная исчерченность (табл. II, А, 1).

Исчерченность создается чередованием более светлых и более темных полос — дисков, которые представляют собой сильно спирализованные участки хромонем — хромомеры, плотно прилегающие друг к другу. Размер и морфология дисков сильно варьируют, но для каждой хромосомы они постоянны и могут служить маркерами для ее идентификации.

### Цель занятия

Знакомство с кариотипами различных организмов и делением клетки — митозом, а также изучение тонкого строения хромосом.

### Материал

Цитологические препараты: кончик корешка боба (*Vicia faba*) — продольные срезы; цитокинез в клетках кончика корешка лука; оплодотворенное яйцо аскариды (*Ascaris megalocephala*) в стадии первого деления дробления; веретено деления в яйце аскариды; первое деление дробления зиготы кольчатого червя (*Polychaeta* sp.); метафазные пластинки в клетках кончика корешка скерды (*Crepis capillaris*); гаплопаппуса (*Haplorappus gracilis*);



гальтонии (*Galtonia* sp.); льна (*Linum usitatissimum*) и др.; метафазные пластинки в диплоидных клетках аскариды, мыши (*Mus musculus*), курицы (*Gallus domesticus*), человека и др.

**Живые объекты.** 4—5-дневные личинки дрозофилы (*Drosophila melanogaster*) из расчета один стаканчик культуры на трех студентов.

### Оборудование

Настольные лупы (лучше бинокулярные), микроскопы с осветителями, предметные и покровные стекла, препаровальные иглы (остро отточенные), пипетки, ацеторсеин, фильтровальная бумага.

### Выполнение работы

Каждый студент должен: зарисовать все стадии митоза, отдельно зарисовать характерные стадии митоза в растительных и животных клетках, кариотипы различных организмов; рисунки снабдить подписями, где должно быть указано название объекта; приготовить, рассмотреть и зарисовать препарат гигантских хромосом дрозофилы.

**Фазы митоза.** С фазами митоза можно познакомиться, просматривая препарат продольного среза кончика корешка боба под микроскопом (увеличение  $10\times 40$ ) (табл. II, Б). Для этого двигают столик микроскопа с препаратом до тех пор, пока в поле зрения не будет видно большинство клеток с хорошо очерченными светлыми ядрами, имеющими сетчатую структуру, внутри которых находятся ядрышки. Это клетки на стадии интерфазы (табл. II, Б, 1). В некоторых клетках видны ярко окрашенные хромосомы — это клетки, находящиеся на одной из стадий митоза. Если в центре клетки лежат переплетающиеся хромосомы, а оболочки ядра и ядрышек не видно, то такая клетка находится на стадии поздней профазы (табл. II, Б, 2). Типичными для метафазы могут быть следующие картины: если вид с полюса клетки, то все хромосомы видны в одной плоскости (вид звезды); если же вид сбоку, то будет видно более или менее ромбовидной формы веретено деления, а в центре — хромосомы. Веретено представляет собой «полярные колпачки» (табл. II, Б, 3).

Анафаза характеризуется расхождением бывших хроматид, а теперь хромосом к полюсам. На экваторе клетки видны остатки нитей веретена (табл. II, Б, 4). В телофазе внутри клетки на двух полюсах видны вновь образовавшиеся ядра, которые могут быть на разных стадиях реконструкции — хромосомы в них частично различимы, частично же уже неразличимы. У некоторых клеток ядрышки и оболочка ядра восстановились, у некоторых этот процесс еще не прошел. На этом заканчивается кариокинез.

Цитокинез лучше рассматривать в демонстрационный микроскоп на специальных препаратах (увеличение  $10\times 40$ ).



Образование оболочки в растительной клетке идет за счет остатков нитей веретена (фрагмопласта), от центра клетки к периферии (табл. II, В).

Специфика деления животных клеток перешнуровкой хорошо видна на препарате оплодотворенного яйца аскариды в стадии первого деления — дробления (увеличение  $10\times 40$ ) (табл. II, Г).

Еще с одной особенностью митоза в животных клетках можно познакомиться на другом препарате — яйце аскариды, находящемся на стадии метафазы. Веретено формируется с помощью центросом. На препарате хорошо видны компоненты центросом — центриоли (увеличение  $10\times 40$ ) (табл. I, А, 1).

Веретено деления и центросферы видны на препарате дробящейся зиготы кольчатого червя (увеличение  $10\times 40$ ) (табл. II, Д).

**Разнообразие кариотипов у животных и растений.** Познакомиться с разнообразием кариотипов можно при рассмотрении препаратов с метафазными пластинками (увеличение  $10\times 90$ ) (табл. I, Б). Изучая кариотипы растений и животных, устанавливайте индивидуальность хромосом. При рассматривании и изображении хромосом *Crepis capillaris* ( $2n=6$ ) обратите внимание и на их парность, и на спутничные хромосомы. Парность гомологичных хромосом особенно ярко выражена у растения *Harporarpus* ( $2n=4$ ) и у аскариды ( $2n=4$ ). При анализе кариотипа человека обратите внимание на разнообразие форм и размеров хромосом. С помощью специальных методов обработки на всех препаратах животных хорошо видно, что каждая хромосома в метафазе состоит из двух хроматид, объединенных одной центромерой. Сравните число хромосом в клетках курицы ( $2n=78$ ) и человека ( $2n=46$ ), *Harporarpus* и аскариды ( $2n=4$ ) и убедитесь, что число хромосом не связано с уровнем развития организма.

**Приготовление и анализ временных препаратов гигантских хромосом дрозофилы.** Личинки дрозофилы поместите на сухое предметное стекло и под лупой (удобнее бинокулярной) или под микроскопом МБС-2 с помощью двух препаровальных игл извлеките из них слюнные железы.

Слюнные железы личинок дрозофилы представляют собой парные образования удлинённой формы, расположенные по обе стороны пищевода в переднем отделе тела. Для того чтобы легче отделить слюнные железы, одной иглой удерживайте тело личинки, другой осторожно подденьте голову и отрывайте ее. Вместе с головой извлекаются слюнные железы (табл. II, А, 2). На стекле оставить отпрепарированные слюнные железы в собственной гемолимфе личинки, а остальное убрать. На железы нанести каплю ацеторсеина.

Окрашивание и одновременная фиксация происходят в течение 5—10 мин в зависимости от качества раствора красителя. После этого железы накройте сухим покровным стеклом так, чтобы не занести пузырьков воздуха. Поверх покровного стекла положите фильтровальную бумагу и слегка надавите пальцем. Фильтроваль-



ная бумага должна впитать выступившую из-под покровного стекла жидкость. После этого очень осторожными круговыми движениями тупого конца препаровальной иглы раздавите железы. Следите, чтобы при этом покровное стекло не сдвигалось, иначе раздавленные клетки могут сместиться.

Каждый студент готовит по 3—5 препаратов.

После приготовления препарата при малом увеличении микроскопа ( $10\times 9$  или  $7\times 8$ ) найти картину, где хромосомы расправлены лучше, т. е. в центре клетки должен лежать ярко окрашенный узел — хромоцентр. В нем соединяются центромеры всех хромосом (табл. II, А, 1). От хромоцентра отходят в виде лент хромосомы. Их всего шесть, хотя число хромосом в соматических клетках дрозофилы — восемь. Такая картина объясняется тем, что пары гомологичных хромосом в слюнных железах дрозофилы конъюгируют (соматическая конъюгация). Следовательно, вместо восьми можно ожидать только четыре гигантские хромосомы, но так как вторая и третья хромосомы у дрозофилы очень длинные — метацентрические, то от хромоцентра, в котором слиты все центромеры, отходят по два плеча второй и третьей хромосом. Четвертая хромосома очень маленькая, она образует малую, едва выступающую из хромоцентра ленту; первая хромосома — акроцентрическая — также образует одну ленту. Итак, получается всего шесть лент: пять длинных и одна короткая. После схематической зарисовки общей картины необходимо перевести микроскоп на большое увеличение ( $10\times 40$ ) и зарисовать участки гигантской хромосомы, особенно тщательно вырисовать строение отдельных дисков. Постарайтесь идентифицировать хромосомы, сравнивая их с рисунком А в табл. II.

### **Вопросы и задачи**

1. Почему многие хромосомы в анафазе митоза имеют U-образную форму?

2. Если в клетке видны хромосомы, а ядерной оболочки и ядерышка нет, какая это стадия митоза?

3. Если в клетке хорошо видно веретено деления, а центромеры всех хромосом находятся в одной плоскости, то какая это стадия митоза?

4. Какие две стадии митоза взаимно противоположны по протекающим в них процессам?

5. Во время ненормального митоза в культуре ткани человека в клетке с 46 хромосомами дочерние хромосомы одной из коротких хромосом (№ 21) не разошлись в дочерние ядра, а попали в одно ядро. Это явление называется нерасхождением хромосом. Сколько хромосом стало в ядрах после такого деления?

6. Во время митоза в культуре ткани человека произошла элиминация одной хромосомы. Сколько хромосом будет в двух образующихся клетках?



7. Если на клетку, имеющую 14 хромосом, подействовать колхицином, веществом, препятствующим расхождению хромосом к полюсам, но не влияющим на дупликацию хромосом, то сколько хромосом будет иметь клетка?

8. Как называется хромосома, состоящая из многих редулированных, но не разошедшихся хроматид?

9. Как называются две половинки хромосомы после редуликации, соединенные центромерой?

10. Перечислите, какой формы могут быть хромосомы.

11. На какой стадии митоза удобно изучать форму и размер хромосом?

12. Что такое клеточный цикл?

13. Пронумеруйте все хромосомы на зарисованном вами кариотипе (например, скерды, гаплопаппуса, аскариды и др.). Одинаковым по форме и размеру хромосомам давайте одинаковые номера. Сравните общее число хромосом в кариотипе с наибольшим номером и объясните причину их соотношения.

14. На какой стадии клеточного цикла происходит репликация ДНК?

15. Опишите, как выглядит интерфазное ядро под микроскопом.

16. Назовите стадии клеточного цикла, когда при рассмотрении клетки в световой микроскоп в ней видны хромосомы.

17. Что называется кариотипом?

18. Что такое идиограмма хромосом?

19. Если предположить, что хромосомы несут наследственную информацию о признаках и свойствах организма, то какова будет эта информация в двух клетках, произошедших путем митотического деления из одной исходной?

20. В чем состоит генетическое значение митоза?

## ЗАНЯТИЕ 2

Тема.

**Цитологические основы полового размножения. Мейоз.**

При делении клеток путем митоза (при бесполом размножении) сохраняется постоянное число хромосом, причем наборы хромосом в исходной и в двух дочерних клетках идентичны между собой. Если бы образование половых клеток шло таким же путем, то после оплодотворения (слияния женской и мужской гамет) число хромосом всякий раз удваивалось бы. На самом деле этого не происходит. Каждому виду свойственно определенное число и определенный набор хромосом (кариотип). Это возможно лишь при условии, если при образовании гамет будет происходить редукция, т. е. уменьшение, числа хромосом вдвое. И действительно, редукционное деление имеет место при образовании гамет у животных (гаметическая редукция) и при образовании спор у растений (споровая редукция).

Два деления: редукционное и митоз, получивший специальное название — эквационное или уравнительное деление, — вместе об-

Рис. 4. Схема мейоза  
1 и 2 — возможные в клетках. А и В — разн

разуют мейоз. Мейозу интерфаза, редуликации хромосом, первое деление значком I, а втором II. Редукционное деление отличается от митоза тем, что состоит из ряда этапов, не имеющих еще деспирали-



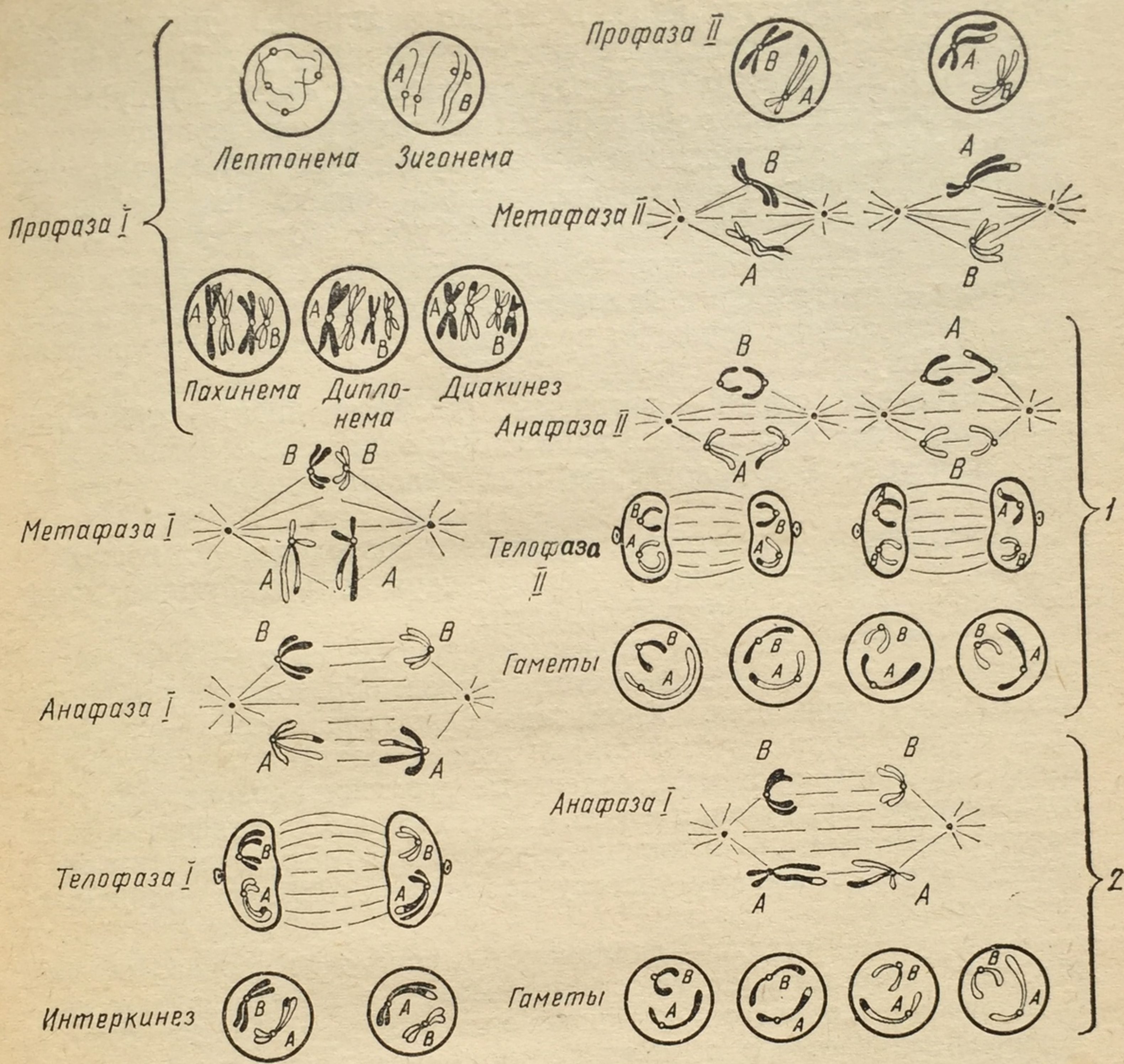


Рис. 4. Схема мейоза:

1 и 2 — возможные варианты комбинирования нехомологичных хромосом в образующихся клетках. А и В — разные пары гомологичных хромосом.

разуют мейоз. Мейоз состоит из ряда фаз (рис. 4). Предшествует мейозу интерфаза, в процессе которой происходит синтез ДНК — редупликация хромосом. У многих растений и животных в мейозе первое деление бывает редукционным и фазы его обозначаются значком I, а второе — эквационным и фазы обозначаются значком II.

Редукционное деление начинается с профазы I, которая принципиально отличается от профазы митоза. В профазе I продолжается синтез ДНК, чего не обнаружено в митозе, кроме того, профаза I состоит из ряда стадий. Самая ранняя стадия профазы I — пролептонема — не отличается от начала профазы митоза — хромосомы еще деспирализованы, поэтому на фиксированных препаратах вид-



на сетчатая структура ядра. В стадии лептономы (тонких нитей) уже хорошо видны отдельные нити очень тонких (слабо спирализованных) и длинных (в 2—5 раз длиннее метафазных) хромосом. У некоторых животных они собраны концами у одного полюса и образуют «букет». Нити хромосом в это время в основном одиночные, но кое-где, особенно на концах, можно видеть их раздвоение. Электронномикроскопические картины убеждают в том, что хромосомы в это время состоят из двух хроматид, соединенных общим участком — центромерой. Это говорит о том, что удвоение хромосом, их редупликация, в основном произошла в интерфазе, предшествующей мейозу.

Следующая стадия — зигонемы (двойные нити) — принципиально отличается от митоза: хромосомы, одинаковые по размеру и морфологии, т. е. гомологичные, притягиваются друг к другу — конъюгируют.

Конъюгация у некоторых хромосом происходит от концов к центру, у других — наоборот. Каждая пара конъюгирующих гомологичных хромосом образует бивалент.

В следующей стадии — пахинеме (толстые нити) — происходит утолщение и укорочение хромосом, главным образом за счет спирализации и конденсации. Хроматиды одной хромосомы — сестринские хорошо видны. В этой стадии хорошо различима продольная дифференциация хромосом: отдельные густоспирализованные участки — хромомеры, узелки и т. д., так что можно идентифицировать каждую хромосому. В пахинеме хорошо видны ядрышки, прикрепленные к определенному участку хромосом в области вторичных перетяжек.

В следующей стадии — диплонеме — происходит процесс, обратный тому, который имел место в зигонеме, т. е. вместо притяжения гомологичные хромосомы начинают отталкиваться. Процесс отталкивания начинается в области центромеры и распространяется к концам. В это время хорошо видно, что бивалент состоит из двух хромосом (откуда и название стадии «двойные нити»), более того, хорошо видно, что каждая хромосома состоит из двух хроматид — диад. Всего в биваленте структурно обособлено четыре элемента: две сестринские хроматиды одной хромосомы (диада) и две несестринские хроматиды другого гомолога (диада). Поэтому бивалент в это время называют тетрадой. В диплонеме хорошо видны витки спирали на хромосомах. В это же время становится видно, что тела двух гомологичных хромосом переплетаются. Фигуры перекрещенных хромосом напоминают греческую букву «хи» ( $\chi$ ), поэтому места перекреста называли хиазмами. По мере прохождения этой стадии хромосомы как бы раскручиваются, происходит перемещение хиазм от центра к концам хромосом (терминализация хиазм). Это обеспечивает возможность движения хромосом к полюсам в анафазе. Хиазмы же сдерживают гомологичные хромосомы при конъюгации.

Биваленты, которые заполняли весь объем ядра, начинают пе-



334865  
ремещаться под оболочку ядра, образуя сферу; это — стадия диакинеза (движения вдаль). Исчезновение оболочки ядра и ядрышка и окончательное формирование веретена завершают профазу I.

В метафазе I центромеры всех бивалентов выстраиваются в экваториальной плоскости веретена. Число бивалентов вдвое меньше, чем число хромосом в соматической клетке организма, т. е. равно гаплоидному числу.

В анафазе I к полюсам отходят гомологичные хромосомы из каждого бивалента, т. е. число хромосом у каждого полюса уменьшается вдвое. Но в этот редуцированный гаплоидный набор попадает обязательно по одной гомологичной хромосоме из каждого бивалента. В этом принципиальное отличие мейоза от митоза.

Телофаза I очень короткая, в процессе ее идет формирование новых ядер. Хромосомы деконденсируются и деспирализуются. Так заканчивается редукционное деление.

Цитокинез у многих организмов происходит не сразу после деления ядер, так что в одной клетке лежат два ядра более мелких, чем исходное.

Затем наступает стадия интеркинеза, которая отличается от интерфазы тем, что в ней не происходит синтеза ДНК и дупликации хромосом, хотя синтез РНК, белка и других веществ может происходить.

Вслед за интеркинезом наступает второе деление мейоза — эквационное. Оно проходит по типу митоза. Возможность такого деления предопределена тем, что в интерфазе, предшествующей началу мейоза, хромосомы уже были дуплицированы, т. е. они уже состояли из двух сестринских хроматид, но в первом, редукционном делении к полюсам разошлись целые гомологичные хромосомы (каждая из двух хроматид). Эквационное деление состоит из тех же фаз, что и митоз. Профаза II очень короткая. Она характеризуется спирализацией хромосом, исчезновением ядерной оболочки, ядрышка, формированием веретена деления. В метафазе II центромеры всех хромосом выстраиваются в экваториальной плоскости. При рассмотрении пластинки с полюса хорошо видно, что число хромосом в клетке гаплоидное, а каждая хромосома состоит из двух хроматид. Нити веретена прикреплены к центромере таким образом, что в анафазе II после продольного деления центромеры одна хроматида идет к одному полюсу, а другая — к другому. Таким образом, в телофазе II в каждом ядре — гаплоидное число хромосом, а число ядер в клетке равно четырем. В клетке происходит цитокинез, в результате которого образуются четыре клетки.

Механизм распределения цитоплазматических структур между клетками в мейозе, так же как и в митозе, неизвестен. Эмпирически установлено, что они распределяются более или менее равномерно. Многочисленность и однозначность этих структур не требуют наличия такого точного механизма распределения, какой имеет место для распределения хромосом. Этот факт наряду с другими доказательствами, очевидно, и послужил основанием того, что в генети-



ке сложилось представление о примате ядра в наследственности, а внимание биологов было привлечено к детальному изучению поведения хромосом в мейозе. Результатом этого было установление следующих фактов. Если гомологичные хромосомы в клетке отличаются друг от друга размером и формой — гетероморфная пара (это возможно за счет так называемых хромосомных перестроек, см. занятие 11), — то после их конъюгации в профазе мейоза можно наблюдать, что они изменили форму. Изменение формы и размера таково, что это говорит об обмене участками между хроматидами гомологичных хромосом (происходит кроссинговер, см. занятие 8). А это значит, что после мейоза в гаметах будут не только хромосомы, идентичные родительским (не обменявшиеся участками), но и хромосомы с новой комбинацией материала двух гомологичных хромосом (см. рис. 4).

При анализе поведения гетероморфных пар хромосом в мейозе было показано также, что две гомологичные хромосомы одной пары ведут себя так, что одна идет к одному полюсу, а другая — к другому, т. е. они зависят друг от друга. Но хромосомы разных пар (не гомологичные) ведут себя независимо друг от друга, т. е. представители разных пар могут комбинироваться по-разному (см. рис. 4,

Таблица 1

Количество пар хромосом	Возможное число комбинаций
2	$2^2$ (4)
4	$2^4$ (16)
23	$2^{23}$ (8 388 608)

где изображена клетка с двумя парами хромосом, дающая клетки с четырьмя различными комбинациями). Возможное число комбинаций показано в таблице 1.

Если учесть возможный обмен участками гомологичных хромосом, то число перекомбинаций достигнет астрономических цифр.

Таким образом, мейоз, состоящий из двух делений (редукционного и эквационного), обеспечивает образование из одной клетки четырех, которые имеют число хромосом вдвое меньшее, чем исходная клетка. При этом сохраняется и набор хромосом, т. е. каждая клетка имеет по одной из пары гомологичных хромосом. Однако независимое поведение негомологичных хромосом в мейозе, так же как и обмен участками между гомологичными хромосомами, приводит к тому, что образующиеся в результате мейоза клетки имеют неидентичные наборы хромосом, неидентичны они и исходной клетке. Это определяет принципиальное различие характера наследования признаков при половом и бесполом размножении.

#### Цель занятия

Знакомство с особенностями редукционного и эквационного деления мейоза.

#### Материал

Цитологические препараты из пыльников лука (*Allium cepa*): профазы I — лептонома; профазы I — пахинома; профазы



I — диплонема; метафаза I; анафаза I; телофаза I; метафаза II; анафаза II; телофаза II; тетрада спор (пыльцы) под оболочкой материнской клетки.

**П р е п а р а т ы ж и в о т н ы х:** профазы I — лептонемы в клетках семенника кузнечика (*Stenobothrus lineatus*); профазы I — диплонемы (тот же объект); метафаза II и метафаза митоза (тот же объект); биваленты в профазе I у аскариды (*Ascaris megalocephala*).

### Оборудование

Микроскопы с осветителями.

### Выполнение работы

Каждый студент должен зарисовать все просмотренные препараты и снабдить их подробными подписями с обязательным указанием объектов.

**Фазы и стадии мейоза у растений.** Познакомиться со стадиями и отдельными фазами мейоза очень удобно при просмотре под микроскопом (увеличение  $10\times 90$ ) препаратов, изготовленных из пыльников лука. На серии препаратов можно продемонстрировать все стадии мейоза, в результате которых внутри одной материнской клетки пыльцы образуется четыре клетки, т. е. тетрада спор. Зарисуйте все стадии мейоза (табл. III, A).

Первыми в серии просматривают и зарисовывают препараты профазы I. В ядре хорошо видны очень тонкие нити — хромосомы. Они переплетаются, как паутина. Видны ядрышки. Это стадия лептонемы (табл. III, A, 1). На следующем препарате видны более толстые нити хромосом, образующие биваленты, т. е. пары проконъюгировавших гомологичных хромосом. Они заполняют весь объем ядра, поэтому очень часто накладываются друг на друга, образуя как бы клубок нитей. Это стадия пахинемы (табл. III, A, 2). Затем можно видеть биваленты, в которых гомологичные хромосомы расходятся в отдельных участках, а в других, наоборот, как бы плотно склеились. Фигуры таких хромосом напоминают греческую букву  $\chi$  и называются хиазмами. Они наблюдаются на стадии, которая носит название диплонемы (табл. III, A, 3). Этим препаратом заканчивается знакомство со стадиями профазы I.

Следующей в серии должна быть метафаза I (табл. III, A, 4). Очень хорошо, если в одном поле зрения удастся видеть две метафазы I: одну с полюса, а другую сбоку. Сбоку видно веретено деления и хромосомы, центромеры которых лежат в одной плоскости. С полюса удастся рассмотреть биваленты и сосчитать их число. Число их всегда равно гаплоидному, т. е. в два раза меньше, чем в исходной клетке, имеющей диплоидное число хромосом.

На следующем препарате видна анафаза I, характеризующаяся расхождением гомологичных хромосом к полюсам (вид сбоку)



(табл. III, А, 5). В телофазе I (табл. III, А, 6) внутри клетки видны два ядра, более мелкие по размеру, чем исходное.

Метафаза II (табл. III, А, 7) замечательна тем, что внутри одной клетки видны два веретена деления. У разных объектов они бывают или в одной плоскости (например, оба веретена видны сбоку), или в разных. Тогда одно веретено видно сбоку, а другого не видно, но видна пластинка хромосом (метафазная пластинка). Число хромосом гаплоидное. Каждая хромосома состоит из двух сестринских хроматид, соединенных центромерой, которые и лежат в одной плоскости.

В анафазе II (табл. III, А, 8) к полюсам расходятся половинки хромосом, т. е. после деления центромерного участка хроматиды становятся хромосомами и расходятся к полюсам.

На следующем препарате — телофаза II (табл. III, А, 9) — видно образование четырех ядер в одной клетке. После цитокинеза внутри бывшей материнской клетки, которая еще сохраняет оболочку, лежат четыре новые клетки — споры. Их и называют «тетрада пыльцы» (табл. III, А, 10). У однодольных растений все четыре споры лежат в одной плоскости, у двудольных только три споры в одной плоскости, а одна — в другой. Так, из одной диплоидной клетки в результате мейоза образуются четыре гаплоидные.

**Мейоз у животных.** У животных мейоз идет принципиально так же, как у растений. В клетках семенника кузнечика в профазе I в диплоидном (табл. III, Б) хорошо видны хиазмы, перекресты хромосом, связанные с обменом участками гомологичных хромосом. На другом препарате (табл. III, В) в одном поле зрения видны две метафазные пластинки, но число хромосом в них разное: на одной вдвое больше, чем на другой. Объяснить это можно тем, что одна — диплоидная — клетка (сперматогоний) делится митозом, а другая — гаплоидная — находится на стадии метафазы II.

У аскариды — небольшое число хромосом, диплоидное число равно четырем (табл. I, Б, 12). Поэтому при рассмотрении клетки в профазе I легко убедиться в том, что в ней образуется только два бивалента, т. е. в два раза меньше, чем число хромосом в диплоидной клетке (табл. III, Г).

Можно рекомендовать для просмотра еще один препарат — профазу I, лептонеми в клетках семенников кузнечика. Ядра в этих клетках очень крупные, хромосомы тонкие, образуют переплетающуюся сеть и в этом отношении ничем не отличаются от лептонеми в растительных клетках. Но при внимательном рассмотрении видно, что под оболочкой ядер лежат темные компактные тела. Это тоже хромосомы, но они ведут себя отлично от других. В отличие от остальных хромосом они находятся в конденсированном состоянии. Об этих хромосомах с особым поведением в профазе I мейоза пойдет речь на занятии 7. Они называются половыми хромосомами (табл. III, Д).



## Вопросы и задачи

1. Какова вероятность того, что ребенок унаследует от бабушки по отцу все 23 хромосомы?
2. Какова вероятность того, что ребенок унаследует все 23 хромосомы от бабушки по матери?
3. Во время ненормального мейоза в исходной клетке человека с 46 хромосомами одна пара гомологичных хромосом не разошлась (нерасхождение) к разным полюсам. Сколько хромосом было в каждой клетке, образовавшейся в результате мейоза?
4. Женщина получила от матери две хромосомы неправильной формы, а остальные нормальные и от отца одну хромосому ненормальную, а все остальные хромосомы нормальные. Какова вероятность того, что все три ненормальные хромосомы окажутся в одной яйцеклетке: а) если они не гомологичны и б) если одна отцовская и одна материнская ненормальные хромосомы гомологичны?
5. Нарисуйте схему поведения в мейозе пары гомологичных хромосом, имеющих разную форму. Символизируйте их как X и Y.
6. Нарисуйте схемы митоза и мейоза и подчеркните различие между ними.
7. Можно ли сказать, что между любыми двумя хромосомами в одной клетке в течение профазы мейоза может идти конъюгация?
8. Если исходная клетка имеет 14 хромосом, то сколько хромосом идет к каждому полюсу в анафазе редукционного деления? Сколько хроматид идет к каждому полюсу?
9. Если клетка имеет 28 хромосом, то сколько хроматид идет к каждому полюсу в анафазе эквационного (второго мейотического) деления?
10. Сколько бивалентов образуется в клетке, если  $2n=14$ , 28?
11. В результате элиминации одной хромосомы в мейоз вступает клетка типа XO, где O означает отсутствие хромосомы. Какие клетки получатся в результате мейоза?
12. Могут ли в клетке, являющейся продуктом мейоза и содержащей 20 хромосом, 15 быть отцовскими?
13. Какое максимальное количество отцовских хромосом может содержать сперматозоид человека и почему?
14. Нарисуйте схему поведения одной пары гомологичных хромосом в мейозе, обозначив хромосому материнского происхождения одним цветом, а отцовского — другим. Допустите, что во время конъюгации хромосом они обменялись небольшими участками, концевыми и срединными.
15. Можно ли сказать, что в результате мейоза из одной клетки образуется четыре идентичных между собой клетки? Объясните почему.
16. Можно ли сказать, что исходная и образовавшаяся в результате мейоза клетки различаются только по числу хромосом?
17. Перечислите все стадии профазы I мейоза.



18. Какие две стадии профазы I мейоза противоположны по процессам, в них протекающим?

19. В какой фазе редукционного деления могут идти обмены участками гомологичных хромосом? Какие цитологические картины сопровождают это явление?

20. В чем генетическое значение мейоза?

21. Если диплоидная клетка содержит 8 хромосом, а в процессе мейоза между гомологичными хромосомами одной пары произойдет обмен участками, то сколько типов клеток (по качеству содержащихся в них хромосом) получится в результате мейоза? Нарисуйте схему рассматриваемого процесса, изобразив различные пары гомологичных хромосом разными по размеру, а хромосомы отцовского и материнского происхождения — разным цветом.

22. Какую роль играет конъюгация гомологичных хромосом в мейозе?

### ЗАНЯТИЕ 3

Тема.

**Гаметогенез  
у животных,  
спорогенез  
и гаметогенез  
у растений и процесс  
оплодотворения.**

Процесс развития и образования половых клеток называется гаметогенезом. Существенным этапом в этом процессе является мейоз, однако он не исчерпывает всего процесса гаметогенеза, который обладает спецификой у особей разных полов и у представителей разных групп организмов. Для понимания закономерностей наследования признаков при половом размножении очень важно знать эти особенности.

У животных в отличие от растений в онтогенезе очень рано обособляются зачатковые клетки, которые впоследствии дают начало половым железам и половым клеткам. Зачатковые клетки делятся митозом и образуют гонии. Сначала они одинаковы у особей разных полов, затем дифференцируются у самцов в сперматогонии, у самок — в оогонии. Дальнейший процесс их формирования идет по-разному и носит название у самцов — сперматогенеза, у самок — оогенеза. На рисунке 5 изображена схема развития мужских и женских половых клеток у животных.

В процессе сперматогенеза клетки проходят четыре фазы: размножение, рост, созревание, формирование. Сперматогонии делятся митозом с сохранением диплоидного числа хромосом (фаза размножения). Затем деления прекращаются, клетка растет и готовится к мейозу. В это время она называется сперматоцит I (первого порядка). Сперматоцит I вступает в фазу созревания и претерпевает мейоз. В результате первого деления (оно называется у животных первое деление созревания и у большинства бывает редукционным) образуются две гаплоидные клетки, их называют сперматоцитами II (второго порядка). Они делятся еще раз (второе деление созревания, эквационное, уравнивающее) и образуют так называемые сперматиды. Таким образом, из одного сперматогония образуются четы-



ре сперматиды, которые вступают в фазу формирования сперматозоида, т. е. зрелой мужской половой клетки. Сперматозоиды животных имеют иногда очень сложное строение, необходимое для обеспечения им возможности слияния с женской половой клеткой (оплодотворение) в той или иной внешней среде (проточная или стоячая вода и т. д.). Сперматозоид состоит из головки, внутри которой помещается ядро, шейки и хвостика (табл. IV, А).

Сперматогенез у животных, и в частности у млекопитающих, начинается с момента закладки половых желез в эмбриогенезе. Затем после рождения самца он прекращается и вновь возобновляется после полового созревания и протекает постоянно в течение всего периода зрелости. Процесс этот проходит в половых органах — семенниках. Зрелые сперматозоиды по выходе из семенника под влиянием многочисленных гормонов в специальных органах (придатках) приобретают устойчивость к неблагоприятным факторам среды.

В оогенезе (рис. 5) клетка проходит в основном те же фазы, что и в сперматогенезе, но существует целый ряд особенностей. Так, после прекращения делений ооцит I (диплоидная клетка) в отличие от сперматоцита I проходит более выраженную стадию роста. В это время в цитоплазме ооцитов откладывается запас питательных веществ, необходимых для развития зародыша, вследствие чего ооциты приобретают очень большие размеры (например, желток куриного яйца).

После этого ооцит I вступает в мейоз, так же как и сперматоцит I. В результате первого деления созревания образуются две гаплоидные клетки, но резко отличающиеся друг от друга. Одна, крупная, сохраняет весь запас питательных веществ, называется ооцит II, другая, значительно меньшая, неполноценная, представляет собой выделившееся под оболочку первой клетки ядро. Ее называют редукционное тельце (или полярное, или направительное тельце, или оотида). Она дегенерирует. Иногда перед дегенерацией редукционное тельце успевает разделиться еще раз, образуя два редукционных тельца, но судьба их всегда одинакова — они гибнут. На таблице-вклейке IV (Б) хорошо видно соотношение величины направительного тельца и функционирующей клетки у человека. Ооцит II делится (второе деление созревания) и образует опять две неравноценные клетки: одна — зрелая яйцеклетка, имеющая гаплоидный набор хромосом и несущая весь запас питательных веществ, другая — второе направительное тельце. Таким образом, в отличие от сперматогенеза из одного оогония образуется только одна функционирующая яйцеклетка, остальные три гибнут. Если вспомнить, что в процессе мейоза образуются клетки, несущие различные комбинации отцовских и материнских хромосом, то это обстоятельство должно иметь существенное значение в определении характера наследования признаков при половом размножении, так как у самки из всех образующихся комбинаций жизнеспособна только одна. Расхождение хромосом в яйцеклетку и направительное тельце в мейозе, как правило, носит случайный характер, поэтому при учете



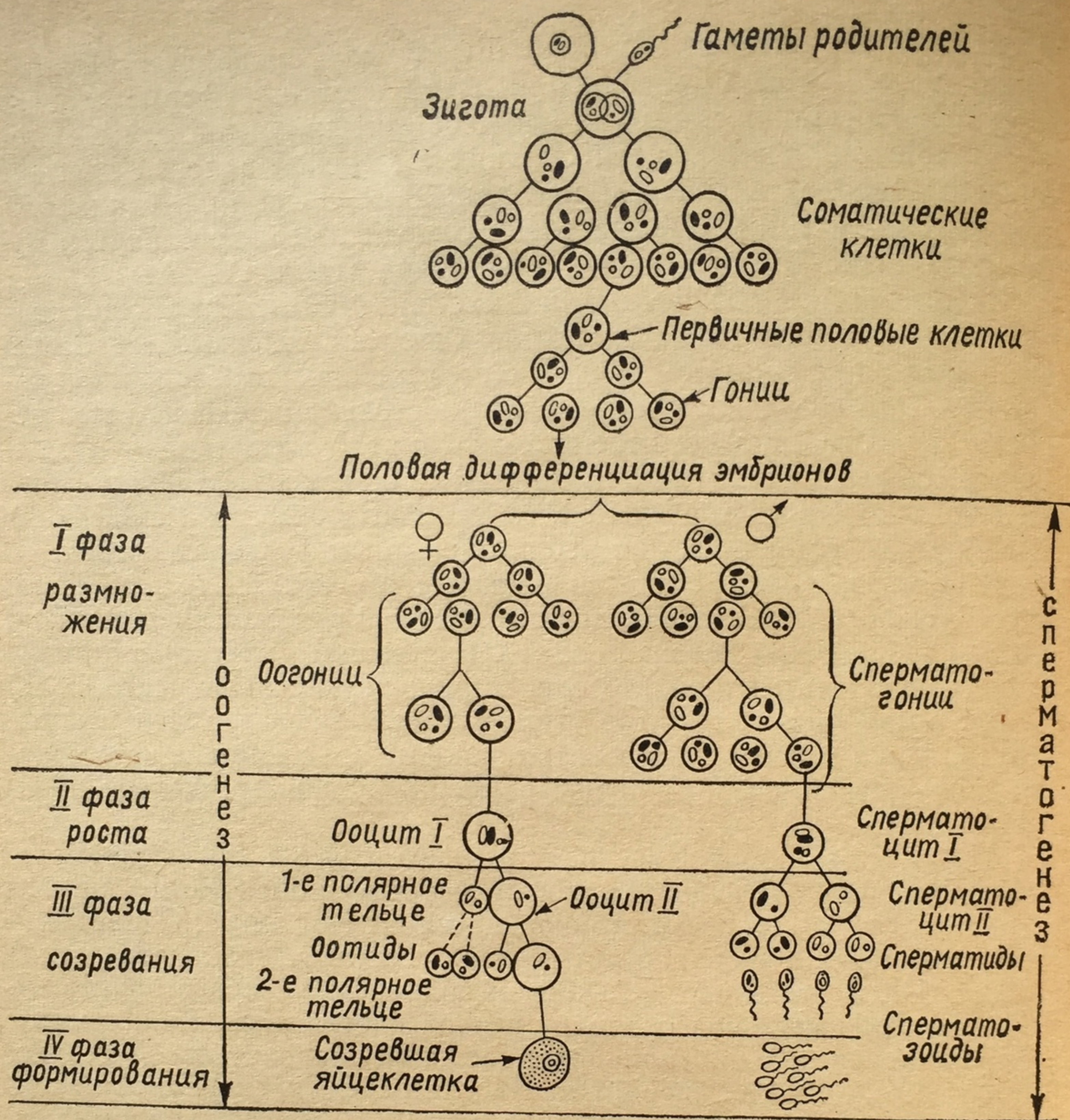


Рис. 5. Сравнительная схема развития мужских (сперматогенез) и женских (оогенез) половых клеток у животных.

большого числа яйцеклеток сохранение лишь одного из четырех продуктов мейоза не меняет общей картины расщепления.

Яйцеклетка животных обычно круглая, без структурных усложнений, поэтому стадия формирования не играет существенной роли в оогенезе.

Оогенез у млекопитающих происходит в яичниках и тоже начинается в период эмбрионального развития. Так, у женского человеческого эмбриона в возрасте пяти месяцев бывают уже половые клетки на стадии ооцита I. После рождения оогенез вначале приостанавливается (на стадии ооцита I), а затем вновь продолжается с момента полового созревания в течение всего периода половой



зрелости. В этот период он протекает циклически (менструальные циклы у человека, эстральные — у животных).

У растений процесс формирования половых клеток подразделяется на два этапа: 1-й этап — спорогенез, который завершается образованием гаплоидных спор, и 2-й этап — собственно гаметогенез, в течение которого образуются зрелые гаметы. Процесс образования мужских половых клеток складывается из микроспорогенеза (формирования пыльцевых зерен) и микрогаметогенеза — созревания спермиев внутри пыльцевого зерна; процесс образования женских половых клеток складывается из мегаспорогенеза (или макроспорогенеза) и мегагаметогенеза — формирования зрелого зародышевого мешка, в котором образуется яйцеклетка (рис. 6).

Процесс микроспорогенеза у цветковых растений протекает в пыльниках, причем еще в то время, когда бутон не раскрылся или когда колос у злаковых еще в трубке, у многолетних растений все это происходит осенью. В основе микроспорогенеза лежит мейоз, в результате которого образуются четыре споры, пыльцевые зерна. На примере микроспорогенеза у лука был продемонстрирован мейоз (см. занятие 2). Микроспорогенез аналогичен сперматогенезу у животных вплоть до образования сперматид, а затем протекают процессы, специфичные для растений.

Пыльцевое зерно, спора, имеет сначала одно гаплоидное ядро, затем в нем начинается собственно микрогаметогенез. Ядро делится митозом на два, и образуются две клетки — вегетативная и генеративная. Вегетативная клетка обладает запасом питательных веществ, которые необходимы для обеспечения роста пыльцевой трубки при прорастании пыльцы на рыльце пестика и для деления генеративной клетки на две, которые и представляют собой собственно мужские половые клетки растений. Они не обладают способностью к самостоятельному движению и называются спермиями.

Мегаспорогенез протекает в семязпочке цветковых растений, когда одна из клеток субэпидермального слоя (археспориальная клетка) обособляется, растет и превращается в материнскую клетку мегаспоры. Этот процесс протекает во время цветения цветковых и злаковых растений. В материнской клетке происходит мейоз, в результате которого образуются четыре клетки — мегаспоры. У большинства высших растений только одна развивается дальше, остальные три гибнут (моноспорический тип развития). Таким образом, и мегаспорогенез очень схож с оогенезом у животных.

После образования мегаспоры, имеющей одно гаплоидное ядро, начинается процесс формирования зародышевого мешка, в котором и образуется собственно яйцеклетка, т. е. начинается процесс мегагаметогенеза. Мегаспора растет, и у большинства растений ядро ее претерпевает три митотических деления. Крупная клетка с восемью одинаковыми ядрами называется зародышевым мешком. Вокруг ядер обособляется плазма, поэтому эти образования иногда называют зародышевыми клетками. Две клетки, находящиеся у микропиле — входа в зародышевый мешок, называются синергидами. Они



играют вспомогательную роль при оплодотворении и скоро погибают. Одна клетка — это собственно яйцеклетка. Две клетки называются полярными, при перемещении их в центр зародышевого мешка они сливаются, образуя одно диплоидное ядро. Оно называется центральным ядром зародышевого мешка. Последние три клетки чаще всего находятся на стороне, противоположной микропиле, и называются антиподами. Они играют вспомогательную роль в начале развития зиготы и затем погибают.

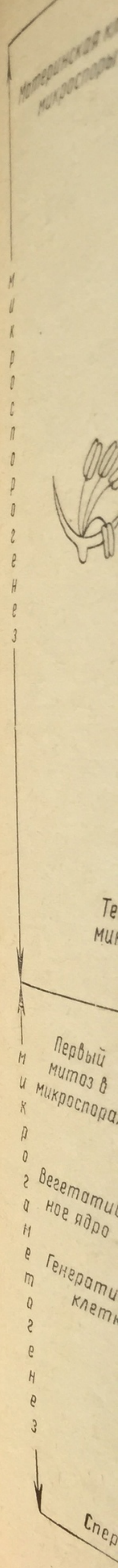
Кульминационным пунктом полового размножения является процесс оплодотворения. В норме оплодотворение состоит из двух этапов: слияние мужской и женской половых клеток (сингамия) и слияние их ядер (кариогамия). Поэтому принято называть оплодотворением побуждение женской половой клетки к развитию путем объединения в ней ядер мужских и женских половых клеток. Процесс оплодотворения в основных чертах схож у растений и животных, хотя и обладает некоторой спецификой.

У животных и растений женская половая клетка может быть оплодотворена только после того, как она закончит мейоз. У большинства же животных овуляция — процесс выхода яйцеклетки из яичника — происходит на предмейотических стадиях. Овулировавшая клетка бывает также окружена венцом фолликулярных клеток, которые питают ее в яичнике. Только после рассеяния лучистого венца сперматозоид может проникнуть в нее. Фаза, в течение которой под влиянием гормонов спермы происходит рассеивание фолликулярных клеток, называется фазой активации яйца. После проникновения сперматозоида в яйцо ядро сперматозоида претерпевает ряд изменений и увеличивается в размерах; на этом этапе оно называется мужским пронуклеусом. В это время в яйцеклетке у некоторых животных завершается мейоз и формируется женский пронуклеус. Слияние пронуклеусов и есть собственно процесс оплодотворения, приводящий к возникновению диплоидной зиготы.

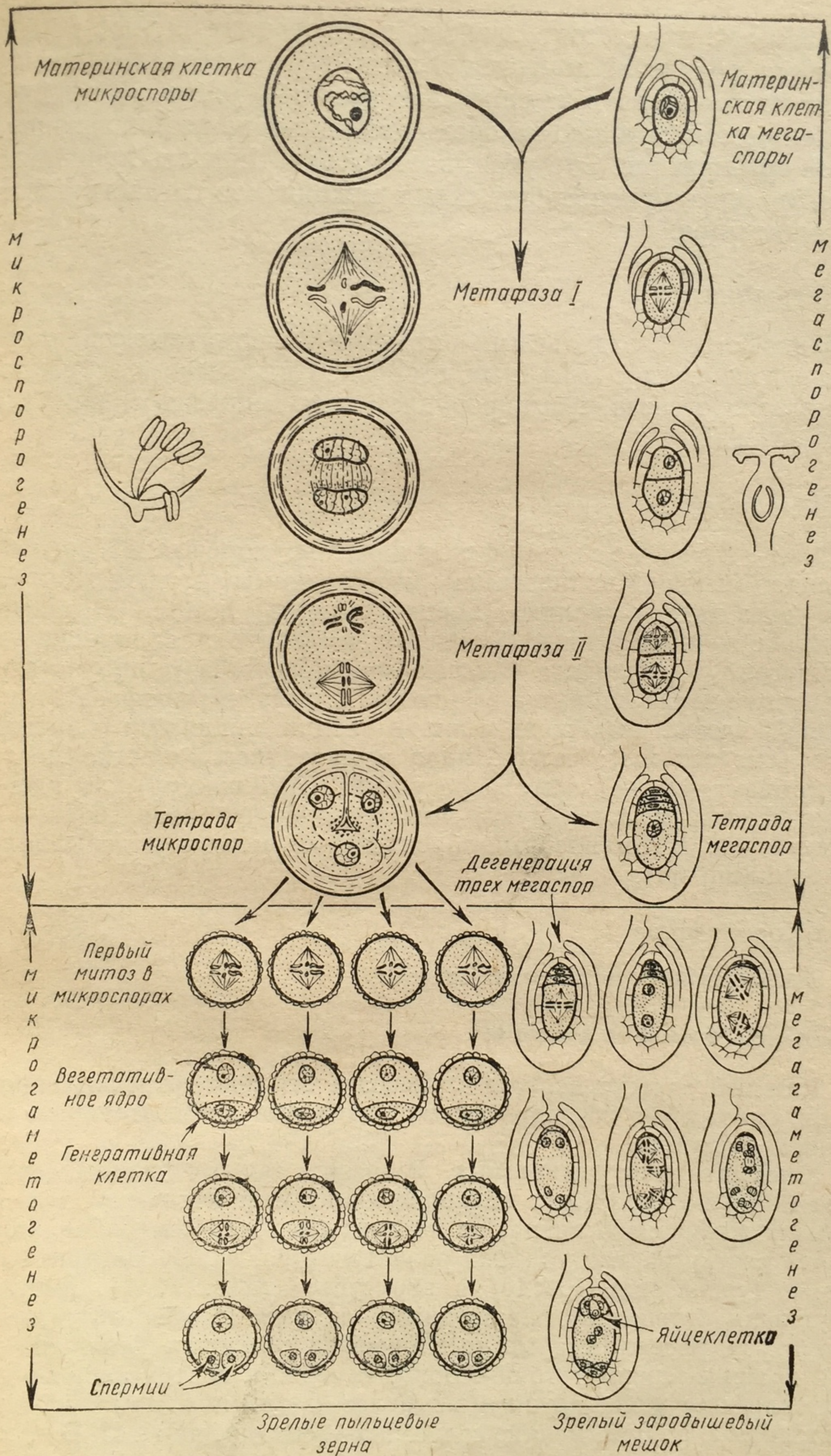
У растений в зрелый зародышевый мешок через микропиле проникает по пыльцевой трубке содержимое пыльцевого зерна, в том числе два спермия. Один из них сливается с яйцеклеткой, т. е. происходит процесс собственно оплодотворения. Возникает диплоидная зигота, из которой развивается зародыш семени. Другой спермий сливается с центральным ядром зародышевого мешка. Это новое ядро имеет три гаплоидных набора хромосом, т. е. триплоидно, и дает начало эндосперму. Процесс слияния спермия с центральным ядром зародышевого мешка получил название двойного оплодотворения и представляет собой специфическую особенность высших растений. Роль эндосперма в жизни растений очень велика: он служит для питания развивающегося зародыша.

Рис. 6. Сравнительная схема развития:

слева — мужских (микроспорогенез и микрогаметогенез); справа — женских (мега-спорогенез) половых клеток у цветковых растений.









Сравнение процессов развития и созревания половых клеток у животных и растений показывает почти полный параллелизм их, несмотря на то что расхождение (дивергенция) растений и животных в филогенезе произошло на очень раннем этапе возникновения клеточной организации. Это указывает на однотипность принципов построения ряда приспособительных механизмов в растительном и животном мире.

### Цель занятия

Знакомство с отдельными этапами сперматогенеза, оогенеза и оплодотворения у животных, строением пыльцевого зерна, этапами мегаспорогенеза, формированием зародышевого мешка у высших растений.

### Материал

Цитологические препараты: поперечный срез через семенник мыши (*Mus musculus*); мазок спермы лягушки (*Rana* sp.); срез через яичник кролика (*Lepus cuniculus*); ооцит I в граафовом пузырьке яичника свиньи (*Sus scrofa domestica*); слияние двух протонуклеусов у аскариды (*Ascaris megalocephala*); прорастающие пыльцевые зерна ландыша (*Convallaria majalis*); профазы I в материнской клетке мегаспоры у лилии (*Lilium umbellatum*); метафаза I (объект тот же); четыре ядра в материнской клетке мегаспоры (объект тот же); мегаспора у лука (*Allium cepa*); двуклеточный зародышевый мешок у лука; четырехклеточный зародышевый мешок у лука; восьмиклеточный зародышевый мешок у дельфиниума (*Delphinium* sp.).

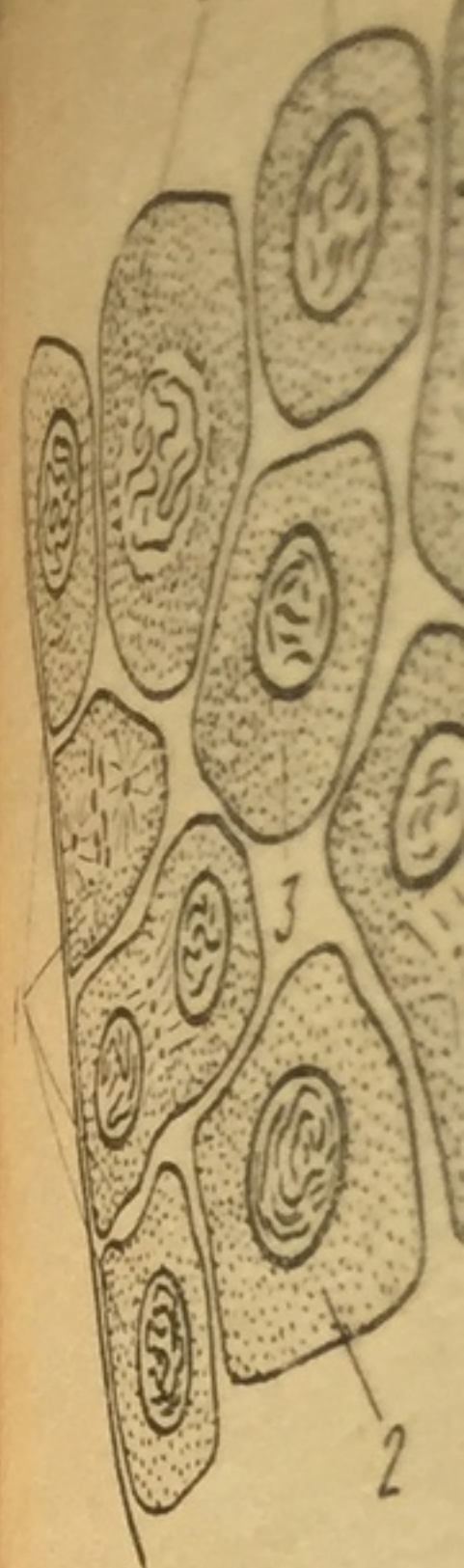
### Оборудование

Микроскопы с осветителями.

### Выполнение работы

Каждый студент должен зарисовать все просмотренные препараты, снабдив их обстоятельными подписями с обязательным указанием объектов.

**Сперматогенез у животных.** В связи с тем что процесс сперматогенеза у половозрелых млекопитающих идет постоянно, в любой момент жизненного цикла, на поперечном срезе семенника можно найти клетки на всех стадиях развития (рис. 7). Просмотрите препарат (увеличение  $10\times 40$ ) и зарисуйте (табл. V, А). Клетки с крупными интенсивно окрашенными ядрами, имеющими сетчатую структуру, расположенные на периферии семенного канальца, это, как правило, сперматогонии. Более глубоко к центру канальца лежат клетки с менее крупными и более светлыми ядрами; это сперматоциты I, а более мелкие среди них — сперматоциты II. В просве-



те канальцев можно  
занимают яркоокра  
ные или с хорошо  
зоиды на разных фа  
На мазке сперм  
ние (табл. V, Б).

Оогенез и оплод

ми этапами ооген

яичника половозр

В, 1). Зарисуйте о

На периферии

ные одним слоем

зование — примор

2). Крупная клет

ные, питающие с

ные фолликулы,

клеток (табл. V

ния клеток обра

как на полуостр

клетках наход

Снаружи это с

вает покрыто

тканными элем

обособляют его

мы) яичника.

по имени иссл

вые его описа

пузырьком (р

смотрении гр

обратите вн

большой ра

на насыщен

мы питател



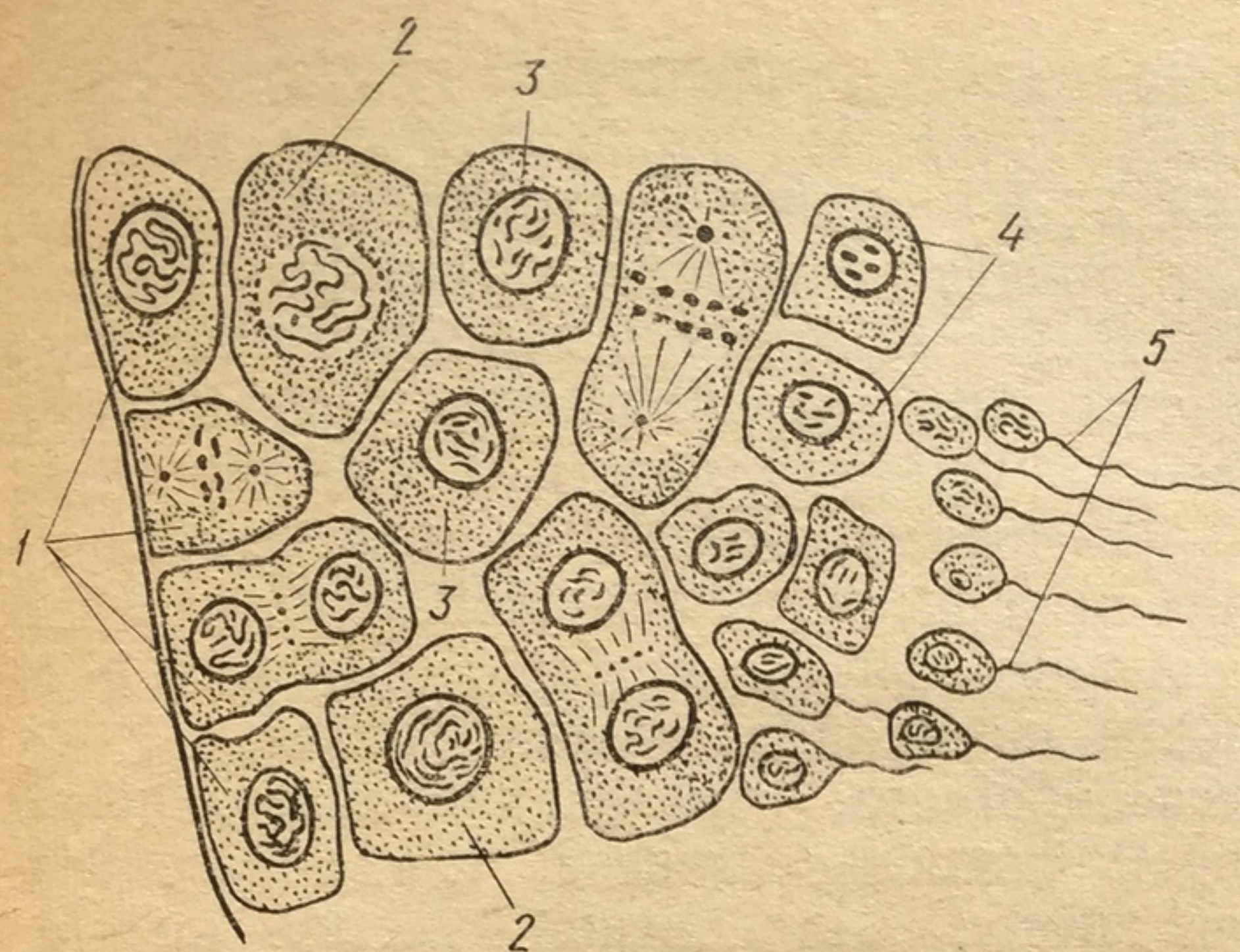


Рис. 7. Схема сперматогенеза (сектор семенного канала семенника):

1 — сперматогонии; 2 — сперматогонии I; 3 — сперматогонии II; 4 — сперматиды; 5 — сперматозоиды.

те канальцев можно видеть мелкие клетки, всю площадь которых занимают яркоокрашенные ядра, это сперматиды. Клетки удлиненные или с хорошо выраженными жгутиками—хвостами—сперматозоиды на разных фазах формирования.

На мазке сперматозоидов лягушки можно рассмотреть их строение (табл. V, Б).

**Оогенез и оплодотворение у животных.** Знакомство с отдельными этапами оогенеза можно осуществить, просматривая препарат яичника половозрелой крольчихи (увеличение  $10\times 40$ ) (табл. V, В, 1). Зарисуйте отдельные фазы оогенеза.

На периферии яичника можно видеть крупные клетки, окруженные одним слоем более мелких, но очень ровных клеток. Это образование — примордиальный, или первичный, фолликул (табл. V, В, 2). Крупная клетка — ооцит I, а ряд ровных клеток — фолликулярные, питающие ооцит, клетки. Здесь же можно видеть многослойные фолликулы, образовавшиеся за счет деления фолликулярных клеток (табл. V, В, 3). В многослойном фолликуле по мере деления клеток образуются полости, наполненные жидкостью, а в них, как на полуостровке (яйценосный бугорок), на фолликулярных клетках находится ооцит I. Снаружи это образование бывает покрыто соединительнотканными элементами, которые обособляют его от ткани (стромы) яичника. Называется оно по имени исследователя, впервые его описавшего, графовым пузырьком (рис. 8). При рассмотрении графова пузырька обратите внимание на очень большой размер ооцита I и на насыщенность его цитоплазмы питательными веществами.

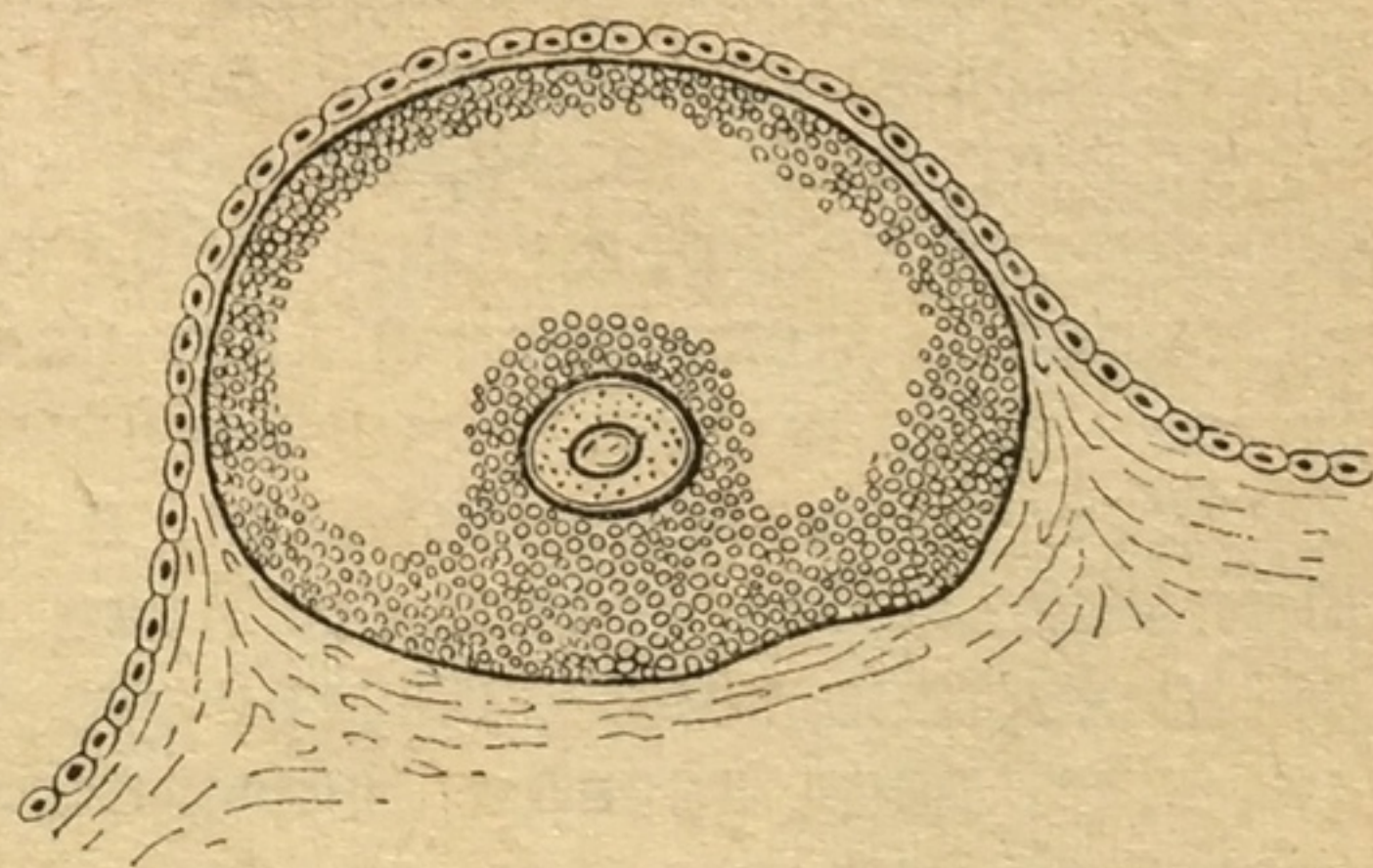


Рис. 8. Схема строения графова пузырька. На яйценосном бугорке виден ооцит I.



Эта же особенность хорошо видна на препарате ооцита I свиный (увеличение  $10 \times 90$ ) (табл. V, Г). На препарате яиц аскариды (увеличение  $10 \times 90$ ) (табл. V, Д) хорошо видно слияние двух пронуклеусов, т. е. собственно процесс кариогамии (оплодотворения). Обратите внимание, что размеры мужского и женского пронуклеусов одинаковы, хотя размеры яйца и сперматозоида различаются очень сильно. На препарате, как правило, между яйцами видны темные треугольные тельца — это сперматозоиды. На этом же препарате необходимо рассмотреть и зарисовать направительные тельца. Они видны как темноокрашенные полосы между оболочкой и цитоплазмой яйца. Иногда видны два направительных тельца.

**Строение пыльцы. Мегаспорогенез, образование зародышевого мешка у растений.** Процесс микроспорогенеза, т. е. образования четырех пыльцевых зерен внутри материнской клетки пыльцы, был продемонстрирован при знакомстве с мейозом (занятие 2). Познакомиться со строением пыльцевого зерна и мужской половой клетки растения можно, просматривая препарат прорастающих пыльцевых зерен ландыша на искусственной среде (увеличение  $10 \times 90$ ) (табл. VI, А). Непроросшая пыльца имеет, как правило, два ядра, одно из которых округлое (вегетативное) и одно сигаровидное (генеративное). При прорастании пыльцевой трубки вегетативное ядро бывает всегда в прорастающем кончике трубки. Оно ответственно за обмен веществ между пыльцой и средой, в которой она прорастает. Генеративное ядро делится, и образуются два ядра — собственно спермии. Их можно видеть при выходе трубки из ростковой поры пыльцевого зерна. Зарисуйте непроросшие и проросшие пыльцевые зерна.

Мегаспорогенез начинается с того, что одна из археспориальных клеток в семязпочке растет, значительно превосходя окружающие клетки по размеру. Это хорошо видно на препарате семязпочки лилии (увеличение  $10 \times 40$ ) (табл. VI, Б, 1). Затем она претерпевает мейоз, в результате которого образуются четыре ядра в клетке (табл. VI, Б, 2, 3). После цитокинеза формируются четыре мегаспоры.

На препарате семязпочки лука (увеличение  $10 \times 40$ ) (табл. VI, В, 1) можно видеть мегаспору, клетку крупную, значительно превосходящую по размерам окружающие клетки, иногда рядом с ней бывает темноокрашенное образование — это три дегенерирующие мегаспоры. Мегаспора и дает начало зародышевому мешку (поэтому ее называют еще одноядерным зародышевым мешком). Ядро мегаспоры делится митозом, и образуется двуядерный зародышевый мешок. На препарате лука (увеличение  $10 \times 40$ ) (табл. VI, В, 2) он хорошо виден. Внутри его часто бывают вакуоли. Следующее деление дает начало четырехъядерному зародышевому мешку (табл. VI, Г).

В результате третьего деления образуется типичный для большинства цветковых растений восьмиядерный зародышевый мешок. На препарате *Delphinium* (увеличение  $10 \times 40$ ) хорошо видны два



ряда одинаковых по размеру клеток, ведущих в зародышевый мешок,— это микропиле (табл. VI, Д). Ядра, окруженные цитоплазмой, лежащие внутри зародышевого мешка около микропиле,— синергиды, ядро, лежащее близко от них,— яйцеклетка. В центре два ядра — отошедшие к центру полярные ядра зародышевого мешка. На конце, противоположном микропиле, лежат три клетки — антиподы.

### Вопросы и задачи

1. У женщины в процессе оогенеза в мейозе имело место нерасхождение одной пары гомологичных хромосом. Сколько хромосом будет иметь в этом случае зрелая яйцеклетка?

2. Нарисуйте схему сперматогенеза начиная со стадии сперматогония, имеющего четыре хромосомы. Укажите стадии. Негомологичные хромосомы изобразите разных формы и размера.

3. Нарисуйте схему оогенеза, начиная со стадии оогония до образования зрелого яйца. Укажите стадии. Четыре хромосомы обозначьте номерами.

4. Сколько сперматозоидов и с каким числом хромосом получится из одного сперматогония, имеющего 46 хромосом?

5. Как много типов спермы с разными комбинациями отцовских и материнских хромосом получится из одного созревающего сперматогония, имеющего 2, 4, 46 хромосом?

6. Как много разных типов спермы с разными комбинациями хромосом может получиться, если организм имеет 2, 4, 46 хромосом?

7. Если общее число сперматозоидов, образуемое животным, равно 1000, а число хромосом в диплоидных клетках равно 2, то сколько сортов сперматозоидов и в каком количестве будет в этой 1000?

8. Сколько яйцеклеток образуется из одного оогония у человека?

9. Как много сортов яиц может получиться, если организм имеет 2, 4, 46 хромосом?

10. Если самка, имеющая одну пару хромосом, продуцирует 100 яиц, то как много сортов их будет? Сколько яиц каждого сорта?

11. Если 100 сперматозоидов, продуцируемых самцом, имеющим одну пару хромосом, будут оплодотворять 100 яиц, продуцируемых такой же самкой, то как много разных комбинаций материнских и отцовских хромосом возникнет в зиготах? В какой пропорции они будут образовываться?

12. Дрозофила (*Drosophila melanogaster*) имеет 4 пары хромосом, из которых 4 хромосомы получены от матери и 4 от отца. Как часто можно ожидать, что гамета этой самки будет нести все материнские хромосомы?

13. У человека 23 пары хромосом. Напишите формулу, по которой можно рассчитать вероятность того, что гамета будет содержать весь набор отцовских хромосом.



14. Могут ли яйца самки животного содержать больше материнских хромосом, чем соматические клетки? Объясните почему.

15. Сколько сортов пыльцы образуется в пыльнике, если исходная клетка имела 1 пару хромосом? 4 пары хромосом?

16. Сколько типов яйцеклеток образуется, если исходная клетка имела 1 пару хромосом? 12 пар хромосом?

17. Сколько микроспор или пыльцевых зерен образуется из одной материнской клетки микроспоры?

18. Сколько сортов пыльцевых зерен образуется из одной материнской клетки микроспоры, имеющей 4 хромосомы?

19. Сколько функционирующих мегаспор образуется из одной материнской клетки мегаспоры у большинства растений?

20. Сколько типов ядер может быть в типичном восьмиядерном зародышевом мешке, если исходная клетка имела 1 пару хромосом? 4 пары хромосом?

21. Сколько яйцеклеток дадут 4000 оогониев в процессе оогенеза?

22. Сколько яйцеклеток могут дать 6000 ооцитов I в оогенезе?

23. У данного растения в процессе микроспорогенеза образовалось 100 пыльцевых зерен. Сколько материнских клеток пыльцы участвовало в их образовании?

24. В клетках корешка риса (*Oryza sativa*) содержится по 24 хромосомы. Сколько хромосом содержит: а) материнская клетка пыльцы, б) микроспора, в) зародыш, г) яйцеклетка, д) полярное ядро, е) мегаспора, ж) ядро пыльцевой трубки, з) эндосперм, и) генеративное ядро, к) материнская клетка мегаспоры?

25. У данного растения образовалось 40 семян. Сколько материнских клеток мегаспор участвовало в их образовании?

Наследственный организм  
Закон генетики  
Главный метод, ил  
Гибридные признаки  
Основы скрещивания  
1. Анаграмм  
2. Колонии по отдельным  
3. Индивидуализма.  
Скрещивание схематический организм  
знаком ♀. Родительский организм  
признаки  
ное поколение буквой F  
меру гибридов F<sub>1</sub>; если их потомство  
Гибридов (F<sub>2</sub>) — от скрещивания гибридов F<sub>1</sub>  
от такого скрещивания  
В некоторых формах белый и  
пары условно  
Зак. 1073



## ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ НАСЛЕДОВАНИЯ

Наследование — это процесс передачи наследственных свойств организма от одного поколения к другому.

Закономерности наследования признаков изучаются с помощью генетического анализа, т. е. совокупности генетических методов.

Главный элемент генетического анализа — гибридологический метод, или метод скрещивания.

Гибридологический метод анализа закономерностей наследования признаков был разработан Грегором Менделем в 1865 году.

Основные принципы гибридологического анализа следующие:

1. Анализ наследования отдельных пар признаков в потомстве скрещиваемых организмов, различающихся по одной или несколькими парам контрастных альтернативных признаков.

2. Количественный учет гибридных организмов, различающихся по отдельным парам альтернативных признаков, в ряду последовательных поколений.

3. Индивидуальный анализ потомства каждого гибридного организма.

Скрещивание обозначают знаком умножения ( $\times$ ). При написании схемы скрещивания на первое место обычно ставят материнский организм, а на второе — отцовский. Женский пол обозначают знаком  $\varnothing$ , мужской —  $\sigma$ .

Родительские организмы обозначают латинской буквой *P*.

Организмы, полученные от скрещивания особей с различными признаками, — гибриды, а совокупность таких гибридов — гибридное поколение. Гибридное поколение принято обозначать латинской буквой *F* с цифровым индексом, соответствующим порядковому номеру гибридного поколения. Например, первое поколение обозначают  $F_1$ ; если гибридные организмы скрещиваются между собой, то их потомство обозначают  $F_2$ , третье поколение —  $F_3$  и т. д.

Гибридологический анализ обычно состоит из системы скрещиваний, куда входит получение первого поколения ( $F_1$ ), второго ( $F_2$ ) — от скрещивания гибридов  $F_1$  между собой и два так называемых возвратных скрещивания, или бэккроссы, т. е. скрещивания гибрида  $F_1$  с одной и другой родительскими формами. Потомство от такого скрещивания обозначается  $F_{\text{в}}$ .

В некоторых случаях проводят два скрещивания, в которых исходные формы меняют местами. Например, крольчиха черная  $\times$  кролик белый и крольчиха белая  $\times$  кролик черный. Такая пара скрещиваний носит название реципрокных. Одно скрещивание из этой пары условно называют прямым, а другое — обратным.



Тема.  
Моногибридное  
скрещивание.

В моногибридном скрещивании родительские организмы отличаются по одной паре контрастных альтернативных признаков.

Так, например, мухи одной линии дрозофилы (*Drosophila melanogaster*) имеют серую окраску тела, другой — черную. Скрещивание чернотелой самки с серотелым самцом и является моногибридным. В первом поколении этого скрещивания появляются гибридные мухи, имеющие серую окраску тела (рис. 9). Из пары альтернативных признаков у гибридов  $F_1$  развивается только один (серое тело), второй (черное тело) не проявляется. Преобладание у гибрида первого поколения признака одного из родителей Мендель назвал доминированием, а впоследствии само явление стали называть законом доминирования, или первым законом Менделя.

Поскольку все гибриды  $F_1$  одинаковые (серые), закон доминирования чаще называют законом единообразия гибридов первого поколения. Признак, проявляющийся у гибрида и подавляющий развитие другого альтернативного признака, называется доминантным, признак подавляемый — рецессивным. В описанном скрещивании доминантный признак — серая окраска тела, рецессивный — черная окраска.

При скрещивании гибридов  $F_1$  между собой во втором поколении наблюдается появление мух и с серой, и с черной окраской тела, т. е. с признаками обоих исходных родителей.

Появление во втором поколении особей с признаками обоих исходных форм (доминантных и рецессивных) называется расщеплением. Оно подчиняется строгим количественным закономерностям. В среднем  $3/4$  гибридов  $F_2$  имеют доминантный признак (серое тело) и  $1/4$  — рецессивный (черное тело), т. е. расщепление осуществляется в отношении 3 : 1. Расщепление в  $F_2$  в определенном количественном соотношении доминантных и рецессивных форм называется законом расщепления, или вторым законом Менделя.

Из того факта, что рецессивный признак (черное тело), отсутствовавший у гибридов  $F_1$ , вновь появляется у  $1/4$  гибридов  $F_2$ , вытекает, что наследуются не сами признаки, а наследственные задатки, факторы, или гены, их определяющие. Наследственные факторы обозначают буквами латинского алфавита: доминантный — прописной, рецессивный — одноименной строчной буквой. У каждого организма эти задатки парные: один приходит от матери, другой — от отца.

Можно обозначить доминантный фактор серой окраски тела —  $A$ , рецессивный задаток черной окраски тела —  $a$ . Каждый из членов такой пары называется аллелью, а само явление парности наследственных задатков — аллелизмом.

Рассмотрим еще раз наследование окраски тела дрозофилы, но

Р  
фенотип  
генотип  
гаметы

$F_1$   
фенотип  
генотип  
гаметы

$F_2$   
фенотип  
генотип

Рис. 9. Р  
Факторы  
самцы так



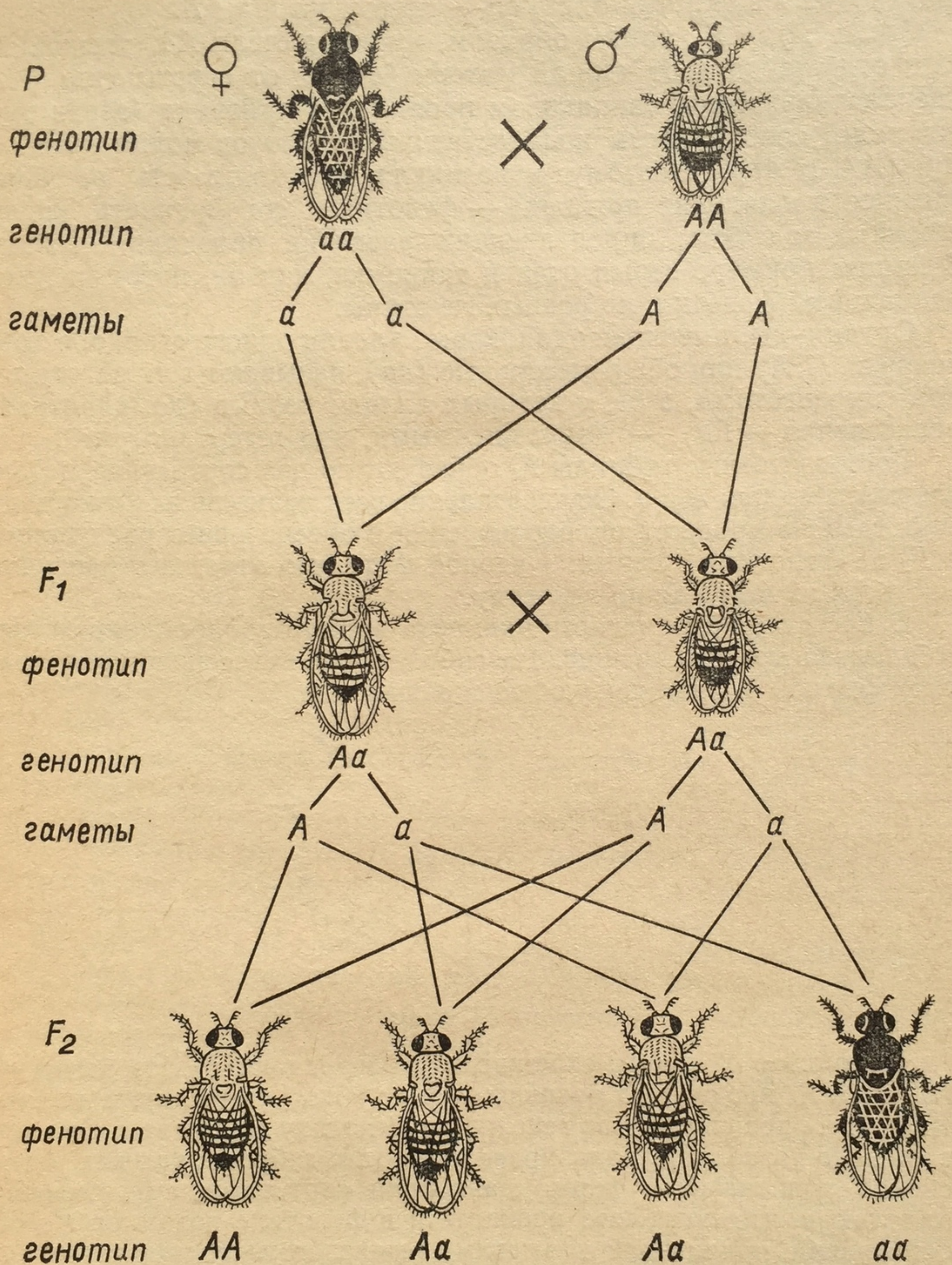


Рис. 9. Наследование серой и черной окрасок тела у дрозофилы.  
Факторы окраски:  $A$  — серой,  $a$  — черной. В  $F_2$  изображены только самки;  
самцы таких же генотипов и фенотипов.



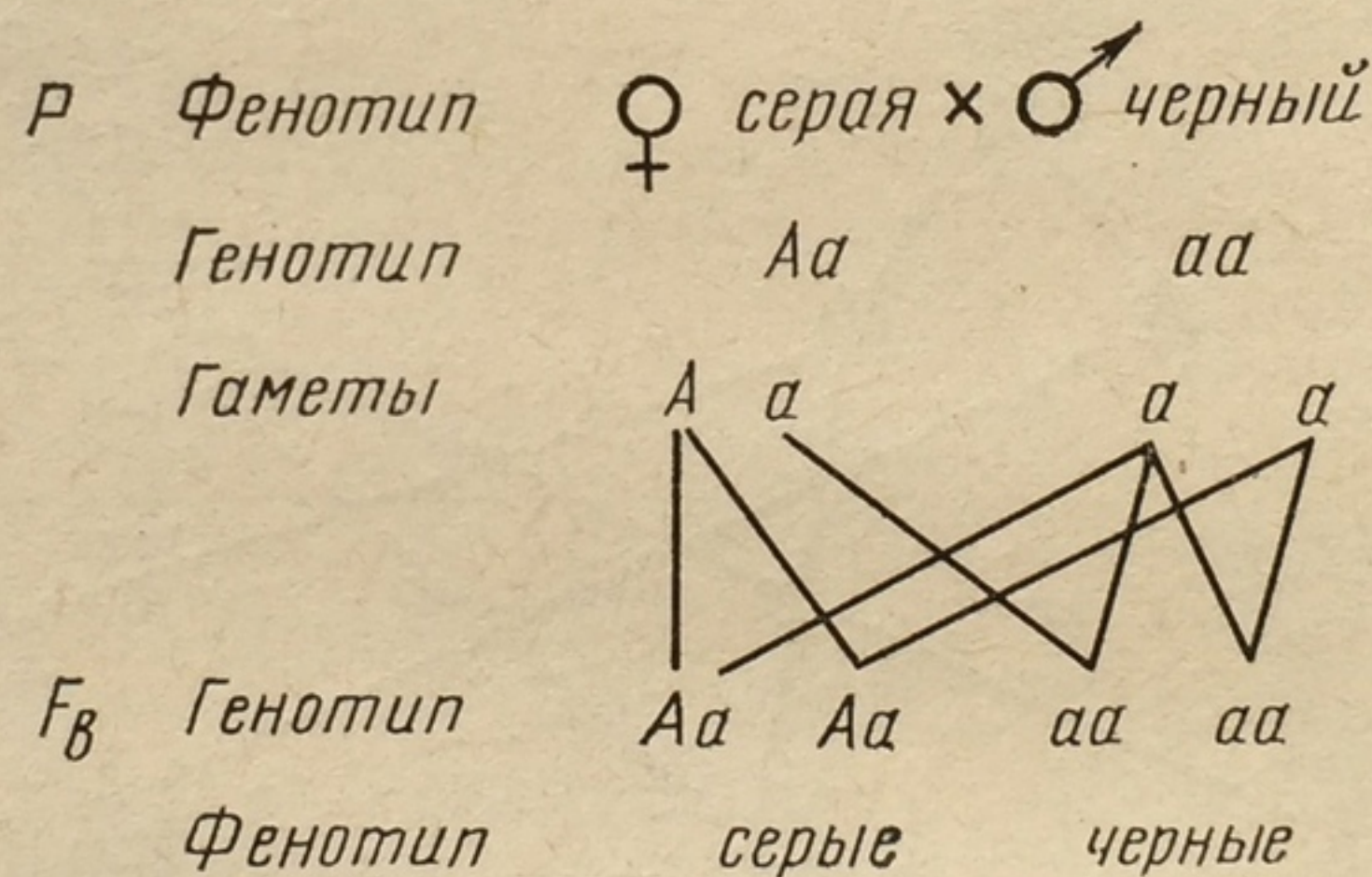
уже с учетом поведения аллелей серого и черного цвета тела. Так как в гаметы попадает лишь одна аллель из двух, черная самка производит яйцеклетки  $a$ , самец — сперматозоиды  $A$ .

Серые мухи  $F_1$ , таким образом, имеют аллели  $Aa$ , отличаясь в этом отношении и от черной матери ( $aa$ ), и от серого отца ( $AA$ ). Следовательно, при одинаковом проявлении признака (серая окраска тела) совокупность наследственных задатков может быть разной ( $AA$  и  $Aa$ ). Поэтому и возникла необходимость различать внешнее проявление признака — фенотип и совокупность наследственных задатков, определяющих развитие признака, — генотип. В нашем примере серый отец и такие же, как он, потомки имеют одинаковый фенотип, но разные генотипы.

Организмы, имеющие одинаковые аллели одного гена, обе доминантные ( $AA$ ) или обе рецессивные ( $aa$ ), называют гомозиготными, или гомозиготами, а те, у которых аллели разные (доминантная и рецессивная —  $Aa$ ), — гетерозиготными, или гетерозиготами.

Гетерозиготные гибриды  $F_1$  образуют по два сорта яйцеклеток и сперматозоидов:  $A$  и  $a$ . Осуществление всех возможных комбинаций этих гамет в процессе оплодотворения и обеспечивает расщепление в  $F_2$  по фенотипу 3 серых: 1 черной мухе, что отражает расщепление  $1 AA : 2 Aa : 1 aa$  по генотипу.

В качестве неперменного элемента в систему гибридологического анализа входит скрещивание гибрида  $F_1$  с рецессивной родительской формой — анализирующее скрещивание.



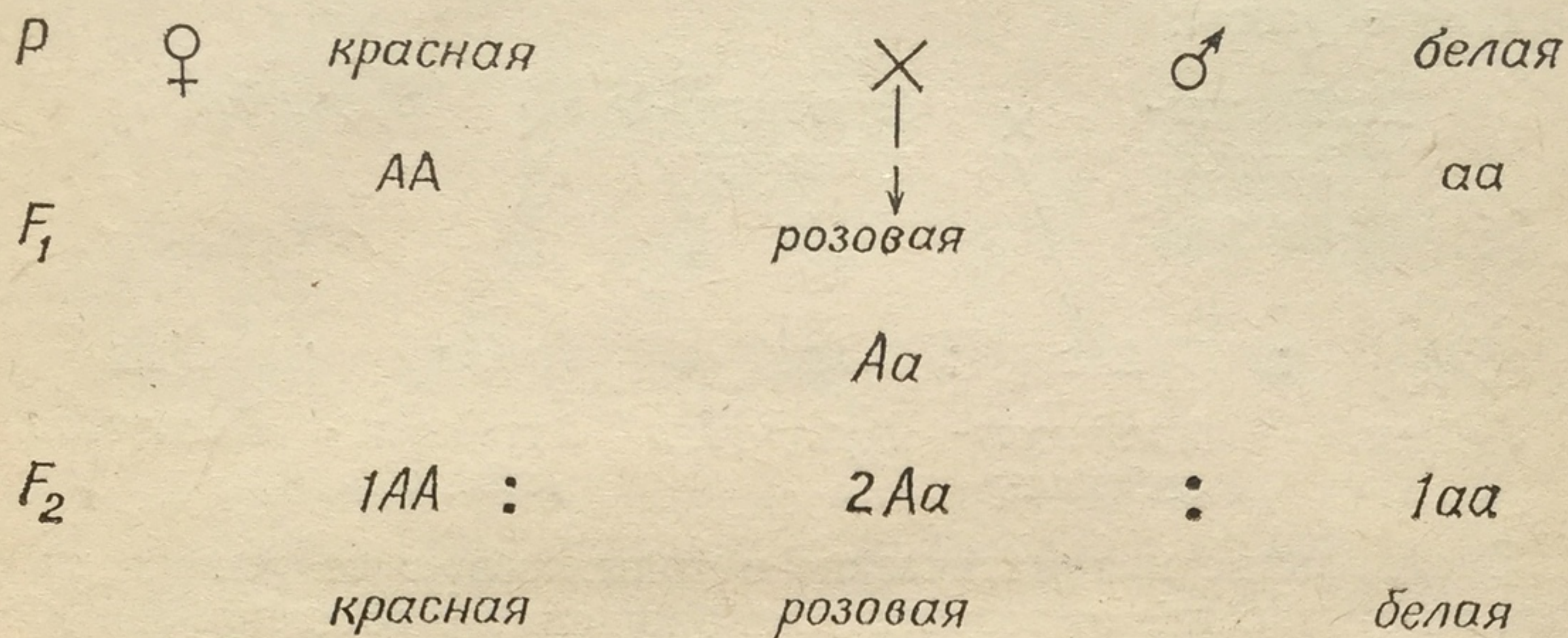
Потомство от такого скрещивания обозначают  $F_2$ . Из схемы ясно, что в  $F_2$  происходит расщепление  $1 : 1$  и по фенотипу, и по генотипу, т. е. расщепления по генотипу и фенотипу совпадают. Скрещивание это позволяет анализировать генотип гибрида, так как рецессивная родительская форма дает один сорт гамет с рецессивной аллелью  $a$ , что позволяет проявиться в фенотипе потомков  $F_2$  любой аллели, пришедшей с гаметами гетерозиготного родителя.

Как уже говорилось, благодаря доминированию у гибридов первого поколения проявляется лишь один из родительских признаков — доминантный, рецессивный же не проявляется. Однако в ряде случаев имеет место неполное доминирование.

При этом у гетерозиготного организма не воспроизводится полностью ни один из родительских признаков; выражение признака



оказывается промежуточным. В этом случае видоизменяется и расщепление во втором поколении. Рассмотрим этот случай на примере наследования окраски цветка у львиного зева (*Antirrhinum majus*).



Таким образом, при неполном доминировании в отличие от полного во втором поколении расщепление по фенотипу совпадает с расщеплением по генотипу.

Известно, что биологический механизм, обеспечивающий расщепление признаков в потомстве гибрида,— это мейоз, который обуславливает закономерное расхождение гомологичных хромосом (см. занятие 2) с находящимися в них аллелями гена при образовании гамет, что и обеспечивает образование гетерозиготой Aa гамет A и a в равных количествах. Но если осуществляется расщепление в гаплоидных гаметах, то анализ его проводится на диплоидных организмах. Между этими двумя моментами происходит процесс оплодотворения, протекают длительные и сложные процессы развития организмов, благодаря чему проявление закона расщепления носит вероятностный, или статистический, характер.

Нарушения самих мейотических делений также могут вызвать отклонение от закономерного гаметического расщепления 1:1 и, как следствие этого, изменение количественных отношений фенотипических классов в расщеплении.

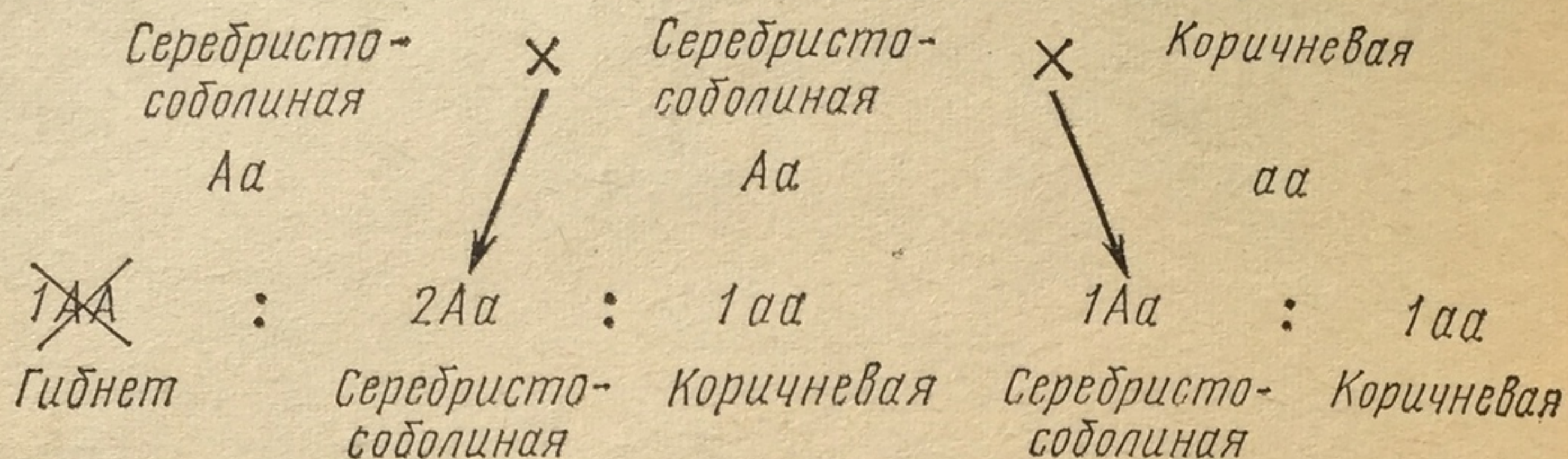
Одна из наиболее обычных причин, которая может вызывать отклонения от менделевских количественных закономерностей расщепления,— неодинаковая жизнеспособность зигот разных генотипов. Так, у норки (*Mustela vison*) есть серебристо-соболиная окраска меха. Такие норки при скрещивании между собой всегда дают потомство, расщепляющееся в отношении 2 серебристо-соболиные к 1 коричневой. Расщепление в потомстве свидетельствует о гетерозиготности серебристо-соболиной окраски. Скрещивание серебристо-соболиных норок с коричневыми всегда дает в потомстве расщепление: 1 серебристо-соболиная к 1 коричневой.

Из этих двух типов скрещиваний вытекает, что серебристо-соболиная окраска доминантна и всегда гетерозиготна. Оказалось, что эмбрионы, гомозиготные по доминантной аллели серебристо-



соболиной окраски, погибают, т. е. аллель  $A$ , доминантная в отношении серебристо-соболиной окраски, одновременно имеет рецессивный летальный (смертельный) эффект.

Тогда наследование этих двух окрасок можно представить следующим образом:



Специальные математические методы позволяют решать, является ли отклонение от теоретически ожидаемого расщепления ( $3:1$  или  $1:1$ ) закономерным или случайным.

Основным методом изучения характера наследования признаков является гибридологический анализ. Однако к человеку он неприменим, так как проведение скрещиваний для изучения наследования у человека невозможно. Поэтому в генетике человека используют специфический метод — анализ родословных. При составлении их используются специальные символы (рис. 10).

Персона, с которой начинают составление родословной, называется пробандом. Если родословная составляется таким образом, что от пробанда спускаются к потомству, то ее называют генеалогическим древом (генеалогия); если от пробанда восходят к родителям и к другим более далеким предкам, то такую родословную называют таблицей предков. Генеалогии более удобны для генетического анализа, так как в этом случае все потомство происходит от одной супружеской пары. При анализе родословных можно определить, наследуется ли интересующий признак, и если насле-

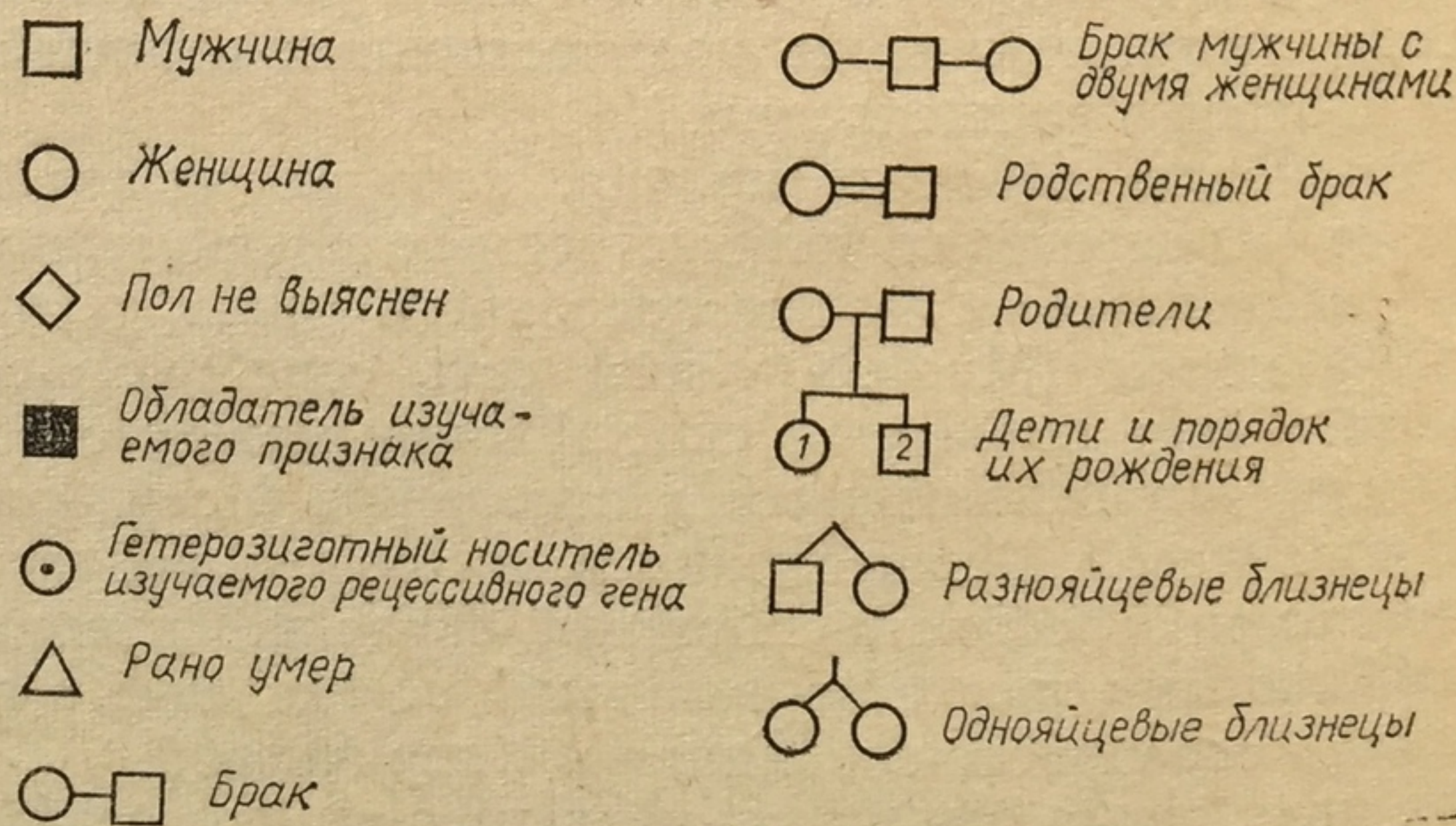


Рис. 10. Наиболее употребительные символы, принятые при составлении родословных человека.

Рис. 11. При родословных ч века с домини ными аномали

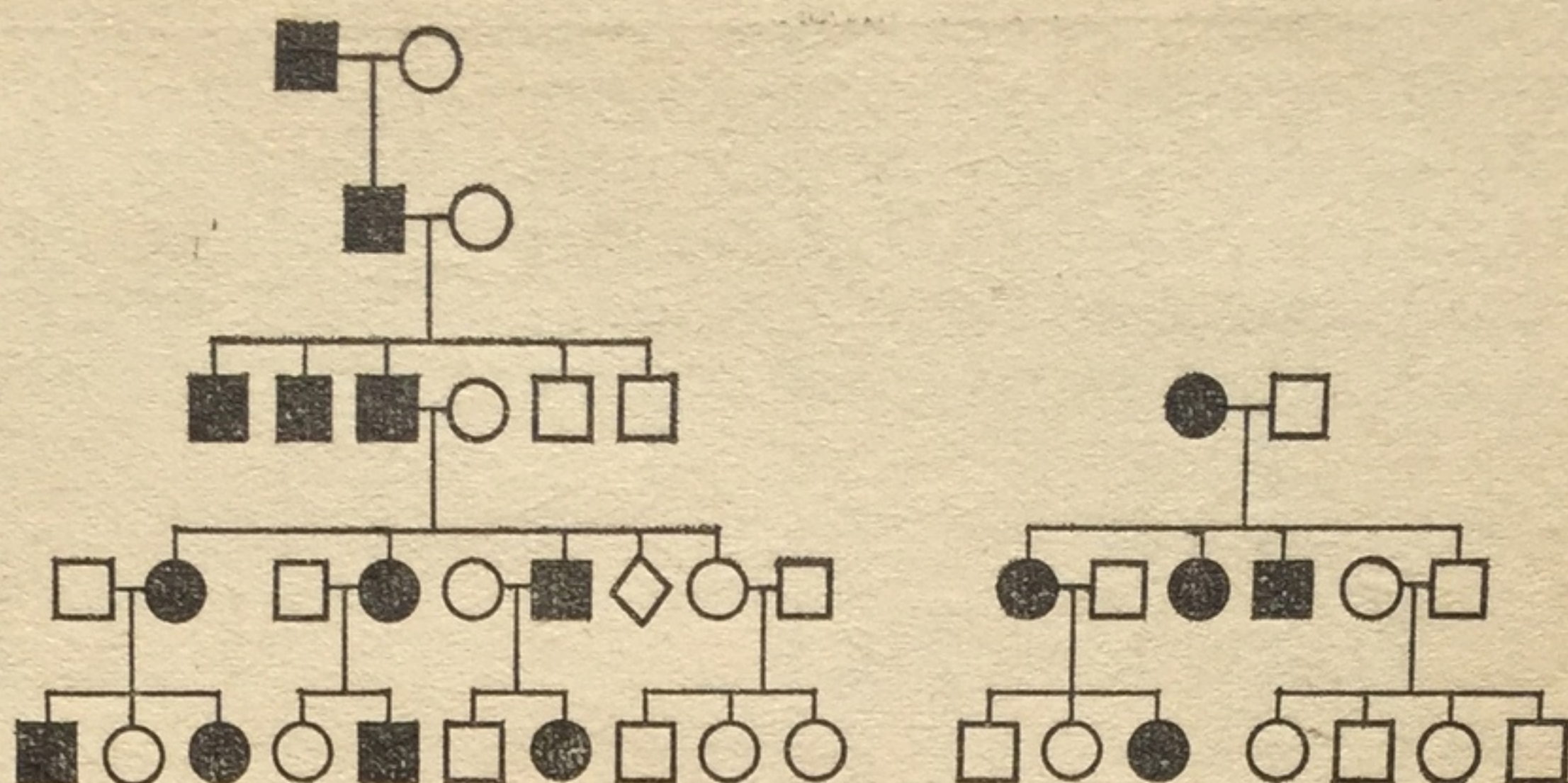
дуются, то к хотят опреде анализируют честве изуча заболевание, которых про чаях заболе ной имеет хо терные черт

На рисун но другое: а встречаются, «перескок» п руемым приэ признака не ных признаков Удобна д схемы видно,

Рис. 12. Пример словных человека рецессивными приэ



Рис. 11. Пример родословных человека с доминантными аномалиями.



дуются, то как — по доминантному или рецессивному типу. Если хотят определить количественные отношения при расщеплении, то анализируют несколько сходных родословных. Очень часто в качестве изучаемого признака у человека фигурирует то или иное заболевание. На рисунке 11 изображены родословные, в каждой из которых пробанд — носитель той или иной аномалии. Во всех случаях заболевание встречается в каждом поколении; каждый больной имеет хотя бы одного родителя с тем же признаком. Это характерные черты наследования доминантных признаков.

На рисунке 12 изображены родословные, для которых характерно другое: анализируемые признаки в некоторых поколениях не встречаются, хотя в предыдущих они были. Происходит как бы «перескок» признака через поколения. Дети, обладающие анализируемым признаком, могут появиться у родителей, которые такого признака не имели. Это характерные черты наследования рецессивных признаков.

Удобна для анализа генеалогий следующая схема (табл. 2). Из схемы видно, что наиболее просто изучать характер наследования

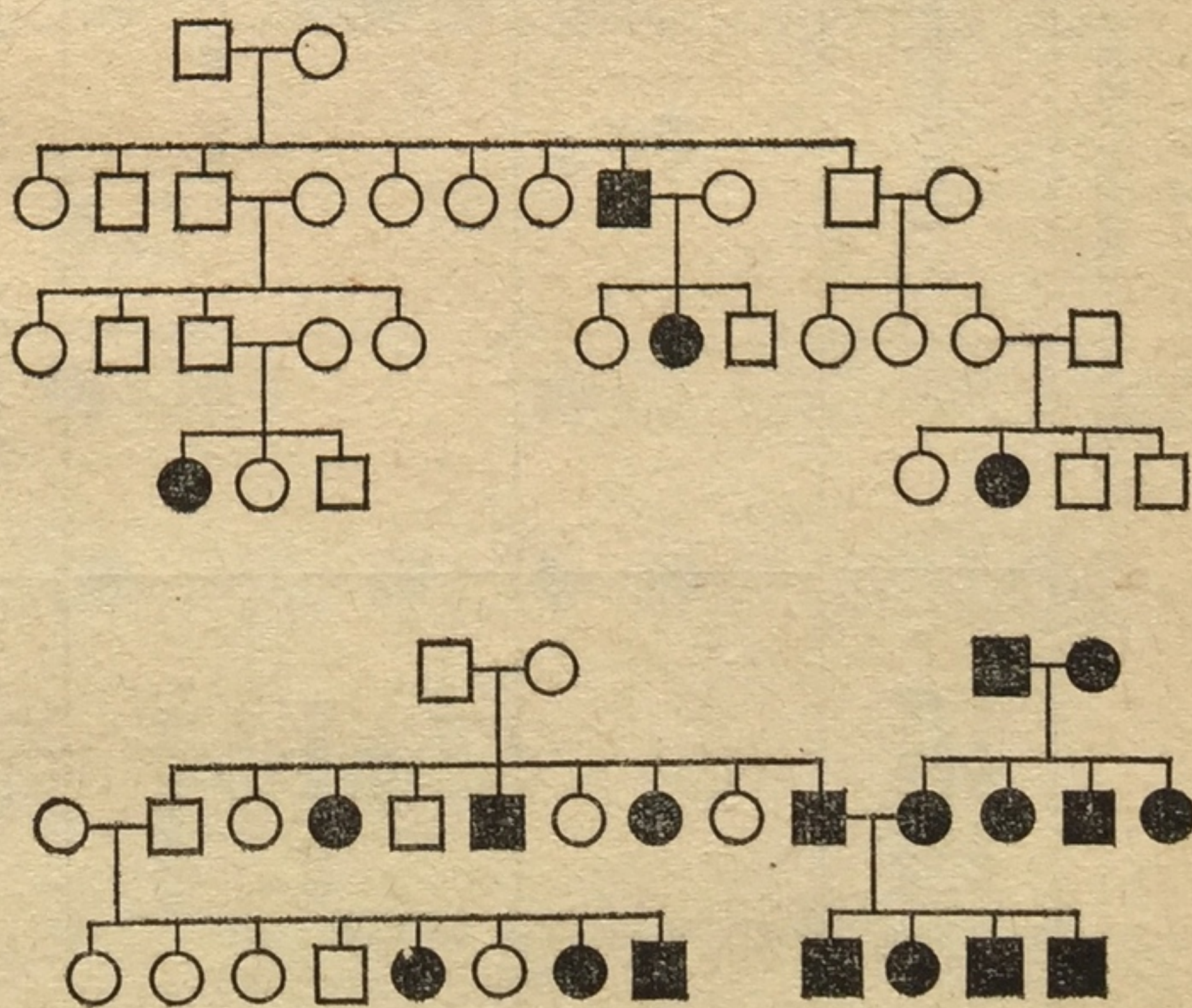


Рис. 12. Пример родословных человека с рецессивными признаками.

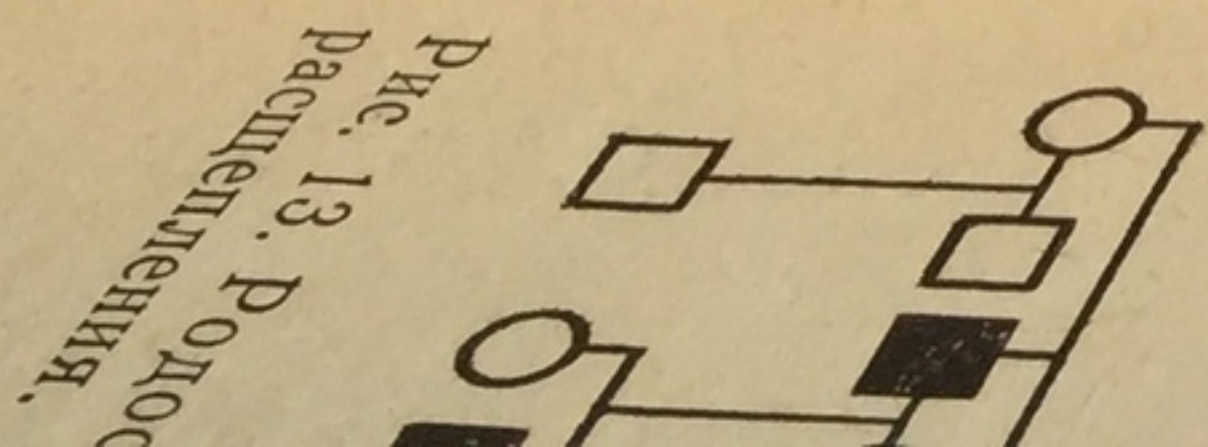
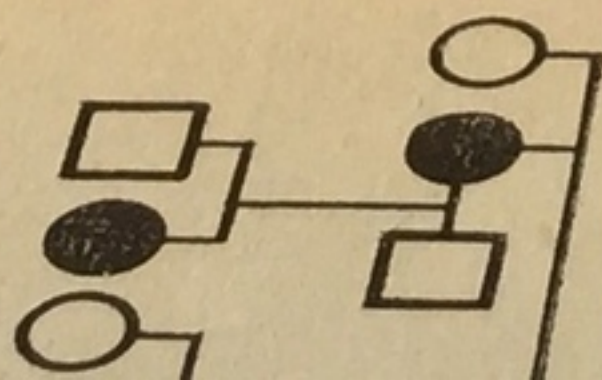


Таблица 2

Схема моногенного наследования аномалий у человека

Типы браков (фенотипы родителей)	При доминантности болезни	При рецессивности болезни
	Генотипы и фенотипы людей	
	$\left. \begin{array}{l} AA \\ Aa \\ aa \end{array} \right\} \begin{array}{l} \text{больные} \\ \text{здоровые} \end{array}$	$\left. \begin{array}{l} AA \\ Aa \\ aa \end{array} \right\} \begin{array}{l} \text{здоровые} \\ \text{больные} \end{array}$
	Генотипы родителей, генотипы и фенотипы детей	
I здоровый × здоровый	$aa \times aa$ ↓ $aa$ все дети здоровые	$AA \times AA$ $AA \times Aa$ $Aa \times Aa$ ↓                    ↓                    ↓ $AA$ $AA : Aa$ $AA : 2Aa : aa$ — — — — — все дети здоровые                3 : 1 здоровые                больные дети
II больной × больной	$AA \times AA$ $AA \times Aa$ $Aa \times Aa$ ↓                    ↓                    ↓ $AA$ $AA : Aa$ $AA : 2Aa : aa$ — — — — — все дети больные                3                1 больные                здоровые дети	$aa \times aa$ ↓ $aa$ все дети больные
III больной × здоровый	$AA \times aa$ $Aa \times aa$ ↓                    ↓ $Aa$ $Aa : aa$ все дети                1                1 больные                больные                здоровые дети	$aa \times AA$ $aa \times Aa$ ↓                    ↓ $Aa$ $aa : Aa$ все дети                1                1 здоровые                больные                здоровые дети

признаки п...  
наковые п...  
Мей дел...  
ровых дел...  
больного,  
бегать к о...  
и тем же I...  
Для ан...  
и при раб...  
генеалогии...  
человека I...  
рых извес...  
однородно...  
ке 13 изоб...  
в потомств...  
дети, прич...  
но больно...  
как домин...  
ний при р...  
больного I...  
браков II...  
больных н...  
ровыми; I...  
исключая





признака при анализе потомства в браках, где супруги имеют одинаковые признаки (I и II типы). Однако при малочисленности семей этого недостаточно. Появление одного или двоих здоровых детей в семье еще не исключает возможности рождения больного, если родители гетерозиготны. Поэтому приходится прибегать к одновременному анализу нескольких родословных с одним и тем же признаком.

Для анализа количественных закономерностей приходится, как и при работе с растениями и животными, суммировать несколько генеалогий, а материал обрабатывать статистически. Только для человека в отличие от растений и животных, происхождение которых известно, трудность состоит в доказательстве генотипической однородности родителей — родоначальников генеалогий. На рисунке 13 изображены две генеалогии. При рассмотрении их видно, что в потомстве больных родителей почти всегда появляются больные дети, причем у каждого больного хотя бы один родитель обязательно больной. Следовательно, анализируемая болезнь наследуется как доминантный признак. Для анализа количественных соотношений при расщеплении необходимо суммировать потомков в браках больного и здорового родителей. В генеалогиях на рисунке 13 таких браков 11. Однако в двух родоначальных браках происхождение больных неизвестно, т. е. были ли их родители больными или здоровыми; поэтому для выравнивания материала их из анализа исключают.

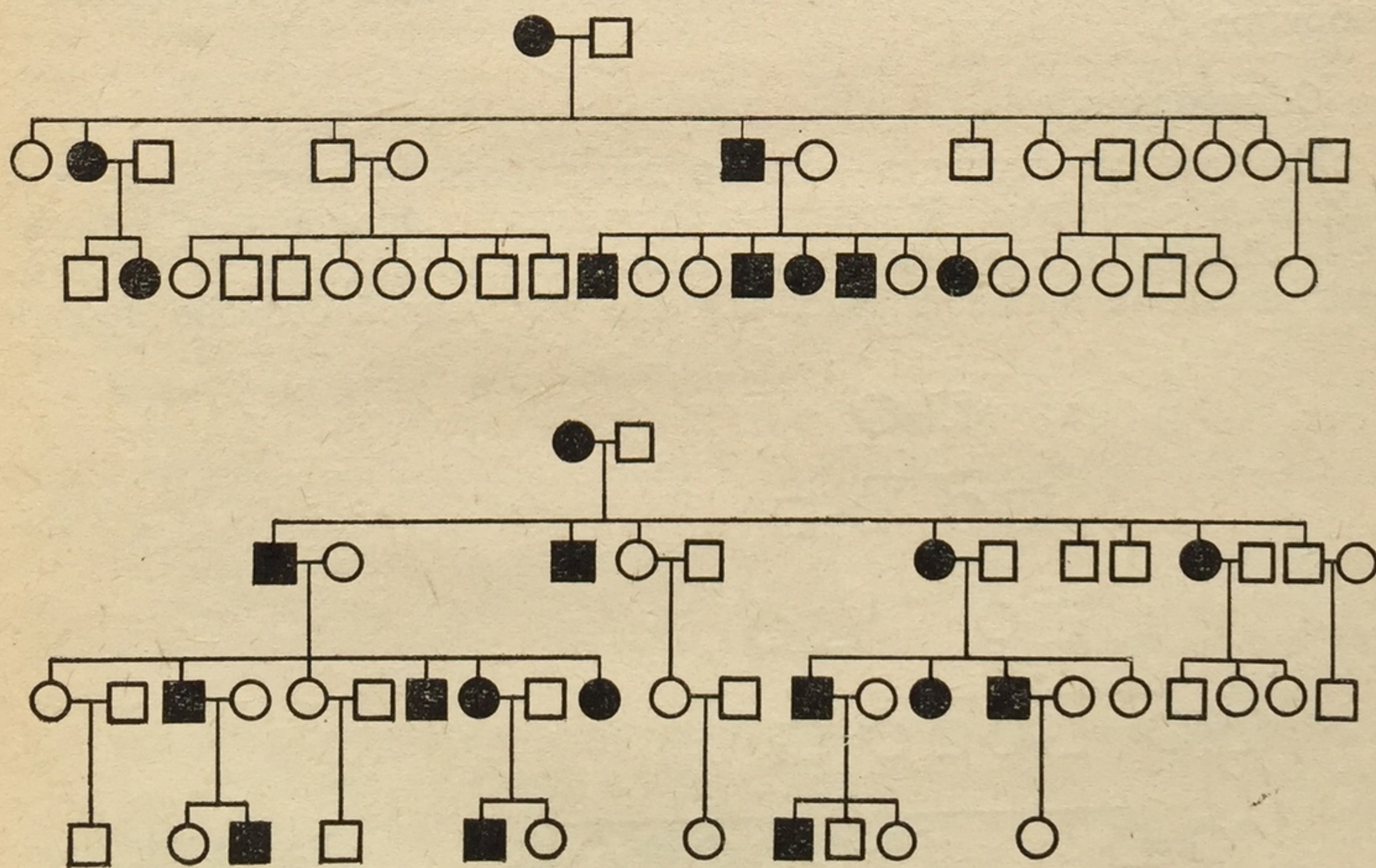


Рис. 13. Родословные человека, на которых можно провести количественный учет расщепления.



В девяти браках, где точно известно, что больной родитель произошел от брака больного и здорового (т. е. гетерозиготен), насчитывается 16 здоровых и 16 больных детей. Это соотношение точно совпадает с отношением 1 : 1, т. е. соответствует соотношению при скрещивании  $Aa \times aa$ .

Изучение наследования рецессивных признаков более трудное, так как в этом случае возможен «перескок» признака через поколения, т. е. создается впечатление неожиданного появления признака. Очень удобны для этой цели генеалогии с родственными браками. Вероятность того, что родственники имеют в гетерозиготном состоянии одинаковые гены, значительно больше, чем у неродственников, а значит, и вероятность появления рецессивных гомозигот в родственных браках также увеличивается.

На рисунке 14 показана генеалогия, в которой несколько браков родственных и в них появляются дети с редко встречающимся рецессивным признаком (миоклоническая эпилепсия).

#### Цель занятия

Знакомство с основными закономерностями наследования (доминированием и расщеплением) при моногибридном скрещивании.

#### Материал

Живые объекты. На каждого студента — пять пробирок: по одной пробирке мух материнской линии с черной окраской тела; отцовской линии с серой окраской тела; гибридов  $F_1$ ; гибридов  $F_2$ ; гибридов  $F_b$ .

#### Оборудование

На каждого студента — набор для работы с дрозофилой: капельница с эфиром, эфиризатор (морилка, в простейшем варианте — обычный стаканчик, применяемый для разведения мух, закрытый корковой пробкой (рис. 41). На внутренней стороне пробки

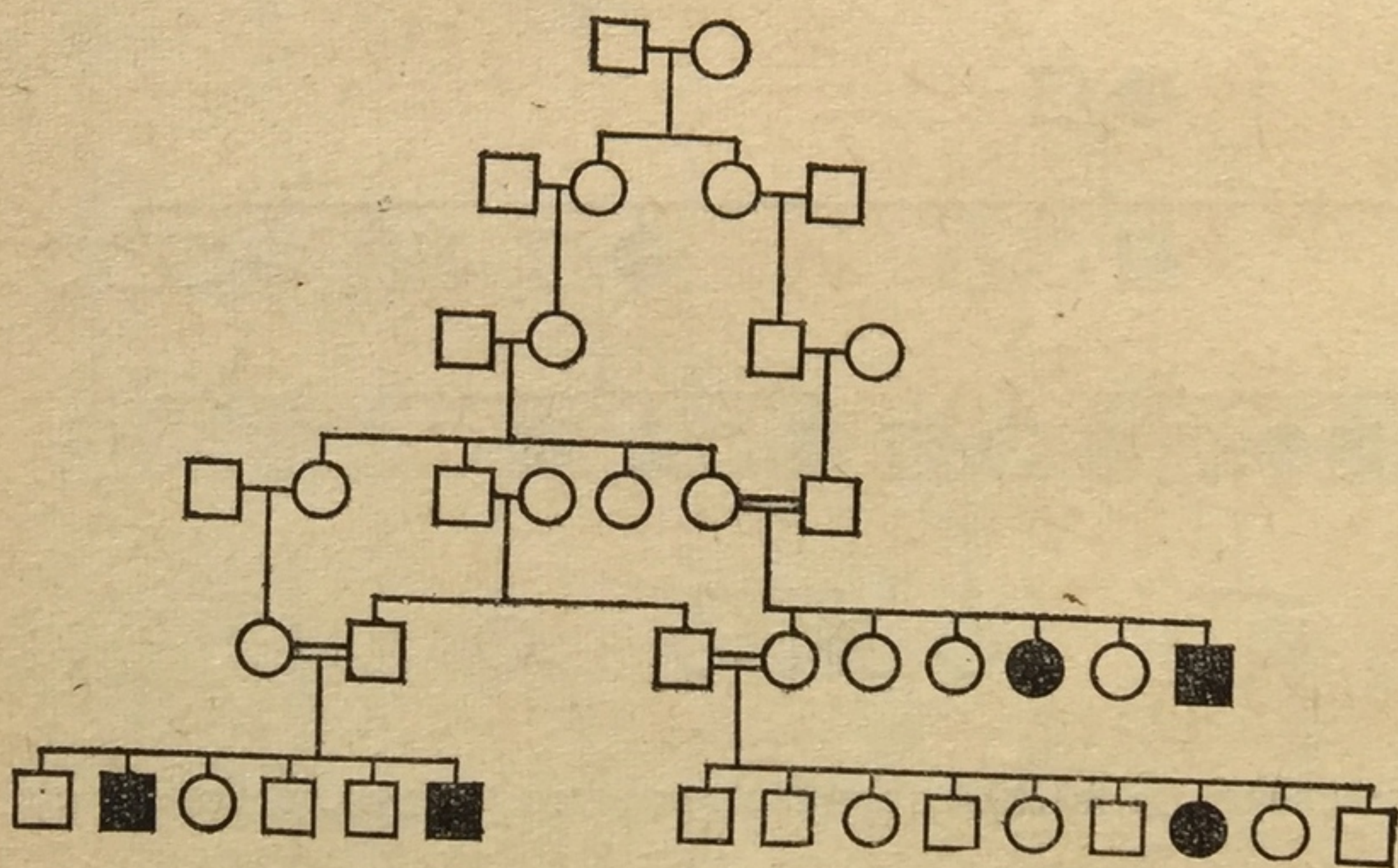


Рис. 14. Родословная семьи с рецессивной аномалией (миоклоническая эпилепсия).



сделано углубление для ваты, на которую капают эфир); молочно-белое стекло, которое может быть заменено засвеченной фотопластинкой или листом плотной белой бумаги размером примерно  $10 \times 15$  см; кисточка № 1 или препаровальная игла; ручная лупа увеличением  $\times 2$ — $\times 4$ ; часовое стекло или половинка чашки Петри; сосуд для «отработанных» мух (простейший вариант такого сосуда — 0,5-литровая банка, наполненная на  $\frac{1}{4}$  денатуратом или керосином и закрытая половинкой чашки Петри); вата.

## Выполнение работы

**Правила работы с дрозофилой.** Рассматривать и подсчитывать мух можно только при условии их предварительной наркотизации, которая производится в эфиризаторе (морилке).

Наркотизация производится следующим образом. Пробирку с находящимися в ней летающими мухами осторожно постукивают дном о ладонь или о положенный на стол кусок пенопласта, пористой резины и т. п. Когда мухи упадут на дно, ватную пробку пробирки быстро вынимают, на края пробирки надвигают край эфиризатора. Затем пробирку с мухами и эфиризатор переворачивают так, чтобы эфиризатор находился внизу, а пробирка с мухами наверху, после чего постукиванием по дну морилки перетряхивают в нее мух. Когда все мухи окажутся на дне морилки, ее нужно быстро закрыть и подождать, пока уснет последняя муха. Теперь мух высыпают на стекло или бумагу для рассматривания и подсчета. Мухи могут оставаться в состоянии наркоза около 5 минут. Если мухи проснулись раньше, чем нужно, то их закрывают часовым стеклом или половинкой чашки Петри, под которые положен кусочек ваты, смоченный эфиром.

**Анализ исходных линий.** Убедиться, что мухи материнской линии имеют черную окраску тела, а отцовской — серую, т. е. различаются по одной паре контрастных признаков. Записать результаты в таблицу, составленную по образцу таблицы 3.

**Анализ гибридов первого поколения.** Убедиться, что все мухи имеют одинаковую серую окраску тела, т. е. установить доминирование серой окраски над черной и факт единообразия гибридов  $F_1$ . Записать результаты в таблицу.

**Анализ гибридов второго поколения.** Убедиться, что среди мух есть серотелые и чернотелые, т. е. установить явление расщепления. Подсчитать количество серых и черных мух и записать результаты в таблицу.

**Анализ результатов анализирующего скрещивания.** Убедиться, что в  $F_2$  есть мухи с серой и черной окраской тела, т. е. установить расщепление. Подсчитать количество серых и черных мух и записать результаты в таблицу.

**Составление схемы скрещиваний.** Написать две схемы скрещиваний:  $F_1$  и  $F_2$ ; анализирующее. Обозначить признаки и аллели гена окраски тела в соответствии с рисунком 9 и схемой на странице 36.



Таблица 3

Результаты количественного анализа наследования окраски тела у дрозофилы (моногибридное скрещивание)

	Число мух		
	Серых	Черных	Всего
Материнская линия . . . . .	0	Все	
Отцовская линия . . . . .	Все	0	
$F_1$	Все	0	
$F_2$			
Фактическое расщепление — данные, полученные студентом (p) . . . . .	78	18	96
Ожидаемое отношение . . . . .	3	1	4
Теоретически ожидаемое расщепление (q) . . . . .	72	24	96
Отклонение (d) . . . . .	+6	-6	
$d^2$ . . . . .	36	36	
$\chi^2 = \sum \frac{d^2}{q} = 0,50 + 1,50 = 2,00;$ $n' = 1; P > 0,05.$			
$F_2$			
Фактическое расщепление — суммарные данные, полученные всеми студентами группы (p) . . . . .	1199	385	1584
Ожидаемое отношение . . . . .	3	1	4
Теоретически ожидаемое расщепление (q) . . . . .	1188	396	1584
Отклонение (d) . . . . .	+11	-11	
$d^2$ . . . . .	121	121	
$\chi^2 = \sum \frac{d^2}{q} = 0,10 + 0,31 = 0,41;$ $n' = 1; P \gg 0,05.$			
$F_b$			
Данные, полученные студентом . . . . .	66	58	124
Фактическое расщепление — суммарные данные, полученные всеми студентами группы (p) . . . . .	504	486	990
Ожидаемое отношение . . . . .	1	1	2
Теоретически ожидаемое расщепление (q) . . . . .	495	495	990
Отклонение (d) . . . . .	+9	-9	
$d^2$ . . . . .	81	81	
$\chi^2 = \sum \frac{d^2}{q} = 0,16 + 0,16 = 0,32;$ $n' = 1; P \gg 0,05.$			



**Статистическая обработка полученных результатов.** Полученное в опыте в  $F_2$  и  $F_b$  соотношение серых и черных мух отличается от теоретически ожидаемого 3:1 или 1:1. Решение вопроса о том, случайно ли это различие или расщепление не соответствует теоретически ожидаемому, возможно только с помощью статистических методов. Очень прост и удобен метод  $\chi^2$  (хи-квадрат). Применение этого метода сводится к расчету величины  $\chi^2$  и ее оценке. Расчет осуществляется по формуле:

$$\chi^2 = \sum \frac{d^2}{q},$$

где  $\Sigma$  — знак суммы,  $q$  — теоретически ожидаемое число особей с определенным признаком;  $d$  — отклонение фактически полученных данных от теоретически ожидаемых для каждого класса ( $p-q$ ).

В процессе расчетов сначала составляют таблицу по классам расщепления на основании опытных числовых данных ( $p$ ). Затем из суммы частот всех классов, составляющей объем выборки, вычисляют теоретически ожидаемые величины ( $q$ ) для каждого класса соответственно предполагаемой формуле расщепления (3:1, 1:1 и т. п.). Далее определяют отклонение ( $d$ ) полученных данных от теоретически ожидаемых для каждого класса.

Каждое отклонение  $d$  возводят в квадрат ( $d^2$ ), делят его на теоретически ожидаемое число ( $q$ ) для данного класса:  $\frac{d^2}{q}$ . Затем все частные суммируют и получают величину  $\chi^2$  согласно приведенной формуле.

Оценка величины  $\chi^2$  производится по таблице Фишера (табл. 4). В таблице обозначены вероятности ( $P$ ). Что они означают?

При рассмотрении формулы  $\chi^2$  видно, что при полном соответствии опытных и теоретических данных  $\chi^2$  равен нулю. Если  $\chi^2$  не равен нулю, то всегда при применении этого метода предполагают, что различия сравниваемых величин случайны (эта гипотеза назы-

Таблица 4

Число степеней свободы ( $n'$ )	Вероятность ( $P$ )									
	0,99	0,95	0,90	0,75	0,50	0,25	0,10	0,05	0,025	0,01
1	0,000	0,00	0,02	0,10	0,45	1,32	2,71	3,84	5,02	6,63
2	0,02	0,10	0,21	0,58	1,39	2,77	4,61	5,99	7,38	9,21
3	0,11	0,35	0,58	1,21	2,37	4,11	6,25	7,81	9,35	11,34
4	0,30	0,71	1,06	1,92	3,36	5,39	7,78	9,49	11,14	13,28
5	0,55	1,15	1,61	2,67	4,35	6,63	9,24	11,07	12,83	15,09



вается нулевой). Вероятность, указанная в таблице, и есть не что иное, как вероятность этой нулевой гипотезы. Вероятность 0,05 говорит о том, что если сравниваемые величины отличаются случайно, то значение  $\chi^2$ , указанное в таблице, может появиться только в 5 выборках из 100 подобных. В статистике же принято считать, что события, имеющие вероятность 0,05 и меньше, практически не встречаются. Значит, указанное в таблице значение  $\chi^2$  в колонке 0,05 говорит о том, что различия между сравниваемыми величинами нельзя считать случайными, т. е. нулевую гипотезу необходимо отвергнуть. Вероятность 0,01 говорит о том же, только появление значения  $\chi^2$ , указанного в таблице, возможно лишь один раз на 100, если различия случайны, т. е. еще более редко. Вот почему при значении  $\chi^2$ , равном или большем, чем указано в таблице, нулевая гипотеза отвергается, т. е. считают различия сравниваемых величин не случайными, а закономерными. В остальных случаях (когда  $\chi^2$  меньше табличного) принимают нулевую гипотезу, т. е. считают различия случайными. И наконец, что значит число степеней свободы, которое определяет строку в таблице? Число степеней свободы — это число независимо рассчитанных теоретически ожидаемых величин. В рассматриваемом примере рассчитаны две теоретически ожидаемые величины (число серых и черных мух). Однако если рассчитать число серых мух, то число черных можно определить уже автоматически, оно зависит от суммы и числа серых мух. Следовательно, число независимо рассчитанных величин здесь равно единице. Это и есть степень свободы. В общем виде число степеней свободы при анализе расщепления всегда равно числу различных классов особей минус 1.

Критерий  $\chi^2$  дает надежные результаты, если объем выборки более 50, а теоретически ожидаемые частоты в классах не менее 5.

Проведите статистическую обработку результатов расщепления  $F_2$  по собственным данным (самостоятельно) и по суммарным данным, полученным всеми студентами группы, исходя из ожидаемого отношения 3 : 1. Докажите, что полученное расщепление соответствует теоретически ожидаемому отношению. В рассматриваемом примере 1 степень свободы и  $\chi^2 = 2,00$  и 0,41, что меньше, чем указанные в первой строке значения  $\chi^2 = 3,84$  и 6,63. Это значит, что различия между полученными в опыте и теоретически ожидаемыми величинами случайны. Убедитесь, что расщепление соответствует ожидаемому 3 : 1 тем точнее, чем большее количество мух проанализировано. Суммарные данные, полученные всеми студентами группы, дают лучшее совпадение с ожидаемым отношением ( $P \gg 0,05$ ), чем данные одного студента ( $P > 0,05$ ).

Аналогичным образом проведите статистическую обработку расщепления в  $F_6$  по суммарным данным, полученным всеми студентами группы. Докажите, что оно соответствует ожидаемому отношению 1 : 1.

Вопросы  
1. Могут ли быть разными частоты скрещивания круглых и угловых мух? Напишите ответ.  
2. Сколько мух, в которых доминирует доминантный признак, в потомстве от скрещивания мух с серыми и черными глазами? Докажите это.  
3. Проведите скрещивание мух с серыми и черными глазами. Докажите, что скрещивание произошло.  
4. Проведите скрещивание мух с серыми и черными глазами. Докажите, что скрещивание произошло.  
5. У мух с серыми глазами скрещивание произошло. Докажите это.  
6. У мух с черными глазами скрещивание произошло. Докажите это.  
7. У мух с серыми глазами скрещивание произошло. Докажите это.  
8. У мух с черными глазами скрещивание произошло. Докажите это.  
9. У мух с серыми глазами скрещивание произошло. Докажите это.  
10. У мух с черными глазами скрещивание произошло. Докажите это.  
11. У мух с серыми глазами скрещивание произошло. Докажите это.  
12. У мух с черными глазами скрещивание произошло. Докажите это.



## Вопросы и задачи

1. Мендель скрещивал растения гороха с круглыми и морщинистыми семенами. В  $F_2$  были получены 7324 горошины. Из них 5474 круглых и 1850 морщинистых.

Напишите схему скрещивания с указанием генотипов и гамет. Можно ли установить, какой признак доминирует?

2. Скрещивались мыши серые с белыми. В  $F_1$  появились серые мыши, в  $F_2$  — 198 серых и 72 белые. Как наследуются признаки? Докажите.

3. При скрещивании коричневой норки с серой — потомство коричневое. В  $F_2$  получено 47 коричневых и 15 серых. Какой признак доминирует? Сколько будет гомозигот среди 47 коричневых и 15 серых? Как это определить?

4. При скрещивании пегих кроликов со сплошь окрашенными — в потомстве только пегие крольчата. В  $F_2$  — 23 пегих крольчонка и 8 со сплошной окраской. Какой признак доминантен? Сколько крольчат из 23 пегих гомозиготны?

5. У томатов кожица плодов может быть гладкой или опушенной. Один сорт имеет плоды гладкие, другой — опушенные. При их скрещивании  $F_1$  имеет гладкие плоды, в  $F_2$  — 174 растения с опушенными и 520 с гладкими плодами. Как наследуется опушенность? Что будет в обоих  $F_2$ ?

6. У собак жесткая шерсть доминантна, мягкая рецессивна. Два жесткошерстных родителя дают жесткошерстного щенка. С кем его нужно скрестить, чтобы выяснить, имеет ли он в генотипе аллель мягкошерстности?

7. У крупного рогатого скота вырезка на ухе определяется доминантным геном  $N$ , а аномалия вымени — рецессивным геном  $a$ . В стаде у некоторых коров имеется вырезка на ухе, у некоторых — аномалия вымени. Как наиболее быстро очистить стадо от этих наследственных дефектов, учитывая, что у быков вымя отсутствует?

8. От чего легче избавиться в стаде кур — от рецессивного признака листовидного гребня или доминантного — оперенных ног?

9. Нормальное растение гороха скрещено с карликовым.  $F_1$  — нормальное. Определите, какое будет потомство: от самоопыления  $F_1$ , от скрещивания  $F_1$  с исходным нормальным, от скрещивания  $F_1$  с исходным карликовым растением.

10. У лошадей есть наследственная болезнь гортани. При беге больные лошади издают характерный хрип. От больных родителей часто рождаются здоровые жеребята. Доминантна или рецессивна эта болезнь?

11. У кроликов шерсть нормальной длины доминантна, короткая — рецессивна. У крольчихи с короткой шерстью родились 7 крольчат — 4 короткошерстных и 3 нормальношерстных. Определите генотип и фенотип отца.

12. У кур розовидный гребень определяется геном  $R$ , листовид-



ный — *r*. Петух с розовидным гребнем скрещен с двумя курами с розовидным гребнем. Первая дала 14 цыплят, все они с розовидным гребнем; вторая — 9 цыплят, из них 7 с розовидным и 2 с листовидным гребнем. Каковы генотипы всех трех родителей?

13. У кур породы виандот за стандарт принят розовидный гребень. Все птицы с листовидным гребнем выбраковываются, однако иногда у некоторых кур он появляется. Почему? Как наиболее эффективно избавиться от нежелательного листовидного гребня?

14. На экспериментальной ферме есть две породы кур — леггорн (доминантная белая окраска) и ньюгемпшир (рецессивная красная окраска). Необходимо получить чистопородных цыплят обеих пород и реципрокных гибридов. Как разместить кур и петухов в минимальном количестве секций, чтобы по фенотипу цыплят можно было судить об их происхождении?

15. Жеребец бельгийской породы Годван страдал аниридией — отсутствием радужины. От него получено 143 жеребенка, из них 65 с аниридией. Матери жеребят были здоровы. У Годвана тоже были здоровые родители. Как наследуется признак? Почему он появился у Годвана? Можно ли использовать на племя здоровых детей Годвана?

16. В стаде черно-пестрого скота новый бык. От него получено 26 телят, из них 5 оказались красно-пестрыми. Только бык в этом «виноват» или и коровы тоже? Как это выяснить? Какова вероятность того, что любая из черных телок, полученных от нового быка, будет носителем нежелательного гена красной окраски?

17. От скрещивания комолого быка с рогатыми коровами получено 17 телят комолых и 21 рогатый; у коров-матерей комолых животных в родословных не было. Какой признак доминирует? Каков генотип быка и коров? Не приведет ли использование на племя рогатых потомков этого быка к появлению в следующих поколениях рогатых животных? Может ли от рогатых коровы и быка родиться комолый теленок? Какое может быть потомство от комолой коровы и рогатого быка? Приведите все возможные случаи.

18. У морской свинки курчавая шерсть доминирует над гладкой. Напишите генотипы всех животных в следующих скрещиваниях:

- а) ♀ с курчавой шерстью × ♂ с гладкой → Все потомки с курчавой шерстью,
- б) ♀ с курчавой шерстью × ♂ с гладкой →  $\frac{1}{2}$  потомков с курчавой шерстью,  $\frac{1}{2}$  — с гладкой;
- в) ♀ с гладкой шерстью × ♂ с гладкой → Потомки всегда только гладкошерстные.

19. Найдена форма огурцов с неоткрывающимися цветками, но их можно открыть для искусственного опыления. Дайте символы генов, приведите генотипы родителей в следующих скрещиваниях:

- а) закрытые цветки × открытые →  $F_1$  все цветки открытые;
- б)  $F_1 \times F_1 \rightarrow F_2$  145 растений с открытыми цветками, 59 — с закрытыми;



в) закрытые цветки  $\times F_1 \rightarrow F_2$  81 растение с открытыми цветками, 77 — с закрытыми.

20. У кур нормальное оперение доминирует над шелковистым. От двух нормальных по фенотипу гетерозигот получено 98 цыплят. Сколько из них ожидается нормальных, сколько шелковистых?

21. Имеется петух с нормальным оперением неизвестного происхождения. Как легче определить его генотип?

22. Как легче всего проверить, является ли петух с доминантным гороховидным гребнем гомо- или гетерозиготным (рецессивный признак — листовидный гребень)?

23. По Менделю, серая окраска семенной кожуры у гороха доминирует над белой. В следующих скрещиваниях определите генотипы родителей.

**Родители:**

**Потомство:**

серая кожа $\times$ белая;	32 с серой, 38 с белой кожей;
серая кожа $\times$ серая;	118 с серой, 39 с белой кожей;
белая кожа $\times$ белая;	0 с серой, 50 с белой кожей;
серая кожа $\times$ белая;	74 с серой, 0 с белой кожей;
серая кожа $\times$ серая;	90 с серой, 0 с белой кожей.

24. Черный каракульский баран скрещен с бурыми овцематками. В  $F_1$  получено 28 ягнят черных и 32 бурых. В родословной маток черной масти не было. Ответьте на следующие вопросы: каков генотип барана и маток? Каково теоретически ожидаемое расщепление? Так как бурые смушки ценятся дороже, не приведет ли использование на племя бурых потомков (из 32) к появлению в последующих поколениях черных ягнят?

25. Альбинизм у растений летален, однако у многих видов он довольно часто проявляется в потомстве нормальных растений. Если альбиносы гибнут, то почему же они не элиминируются полностью из популяции?

26. Эндосперм и пыльца нормальных растений кукурузы при действии иода окрашиваются в синий цвет, а восковидных (рецессивный ген  $a$ ) — в красный. Кукуруза — ветроопыляемое растение. Если семена из нормальной линии и линии с восковидным эндоспермом посеять рядами: ряд нормальный, ряд восковидный, то какие семена и пыльцевые зерна будут на этих растениях, если сделать иодную пробу?

27. Джонс инбридировал 6 растений кукурузы и получил от каждого примерно по 25 семян. Некоторые семена дали зеленые растения, некоторые — альбиносные:

5 белых, 19 зеленых
9 белых, 13 зеленых
4 белых, 21 зеленое
4 белых, 15 зеленых
8 белых, 15 зеленых
4 белых, 25 зеленых

Определите характер наследования альбинизма.



28. Лисицы генотипа  $Rr$  имеют платиновую окраску,  $rr$  — серебристо-черную. Обычно платиновые лисицы при разведении в себе дают расщепление на 2 платиновые к 1 серебристо-черной. Но иногда рождаются чисто-белые щенки, которые вскоре погибают. Каков может быть их генотип?

29. Мыши генотипа  $yy$  — серые,  $Yy$  — желтые,  $YY$  — гибнут на эмбриональной стадии. Каково будет потомство следующих родителей: желтый  $\times$  серая; желтый  $\times$  желтая? В каком скрещивании можно ожидать более многочисленного помета?

30. У норок, помимо коричневой окраски, бывает серебристая. Скрещивание серебристых с коричневыми всегда дает расщепление на 1 коричневую и 1 серебристую. При разведении в себе коричневых норок серебристые никогда не выщепляются. Какое должно быть потомство от скрещивания серебристых норок между собой?

31. При скрещивании между собой хохлатых уток утята выводятся только из  $\frac{3}{4}$  яиц, а  $\frac{1}{4}$  эмбрионов гибнет перед вылуплением. Среди вылупившихся утят примерно  $\frac{2}{3}$  хохлатых и  $\frac{1}{3}$  нормальных. Каково будет потомство от скрещивания хохлатых с нормальными утками?

32. В одной из пород овец есть животные серой и черной масти. При разведении черных овец в себе ягнята получают только черные. Скрещивание черных с серыми дает половину ягнят черных, половину серых. При разведении в себе серых овец постоянно получают ягнята серые и черные, причем серых в два раза больше, чем черных. Как наследуются эти окраски?

33. Желтая морская свинка при скрещивании с белой всегда дает кремовых потомков. Скрещивание кремовых свинок между собой всегда дает расщепление 1 желтая : 2 кремовые : 1 белая. Почему?

34. У ночной красавицы при скрещивании растений, имеющих красные и белые цветки,  $F_1$  с розовыми цветками. Какая окраска цветков будет у растений, полученных от обоих возвратных скрещиваний?

35. При скрещивании черного петуха с белой курицей цыплята крапчатые, а в  $F_2$  получается расщепление: 1 черный к 2 крапчатым и 1 белому. Какое будет потомство от скрещивания крапчатых с черными и белыми?

36. При скрещивании горностаевых петуха и курицы получено 46 цыплят. Из них 24 горностаевых, 12 черных и 10 белых. Как наследуется горностаевая окраска? Какими скрещиваниями можно проверить эту гипотезу? Каких надо брать родителей, чтобы получать только горностаевых цыплят?

37. У крупного рогатого скота  $RR$  — красная масть,  $rr$  — белая,  $Rr$  — чалая. Имеется чалый бык, а коровы — всех трех окрасок. Какова вероятность появления чалого теленка в каждом из трех возможных скрещиваний?

38. У редиса корнеплод может быть длинным, круглым или овальным. Проведены следующие скрещивания:

Корне  
длины  
кругл  
оваль

Каков  
потомство  
плод? круг  
39. В сл  
показано  
определять  
определи  
другие — б  
по каждой  
родословн

Рис. 15. Родо  
ные человека с  
том признака:  
способность оп  
лять вкус фени  
омочевины (к з  
чам № 39—42

40. Если  
кие дети у ни  
41. Если  
могут быть д  
42. Если  
кие у них бу  
43. В сле  
признак седа  
Определите,  
3  $\times$  7.

Рис. 16. Родослов  
учетом признака  
волос (к задаче №



### Корнеплод родителей

длинный  $\times$  овальный;  
 круглый  $\times$  овальный;  
 овальный  $\times$  овальный:

### Корнеплод потомства

159 — длинных,  
 199 — круглых,  
 121 — длинный,

156 — овальных;  
 203 — овальных;  
 119 — круглых,  
 243 — овальных.

Каков характер наследования признаков? Какое может быть потомство от самоопыления растений, имеющих длинный корнеплод? круглый?

39. В следующих пяти семейных родословных человека (рис. 15) показано наследование одного и того же признака: способность определять вкус фенилтиомочевина (ФТМ). Этот признак легко определить у каждого человека: одни скажут, что ФТМ горькая, другие — безвкусная. Определите, как наследуется этот признак по каждой отдельной родословной, а затем проверьте по всем пяти родословным. После этого укажите генотипы всех персон.

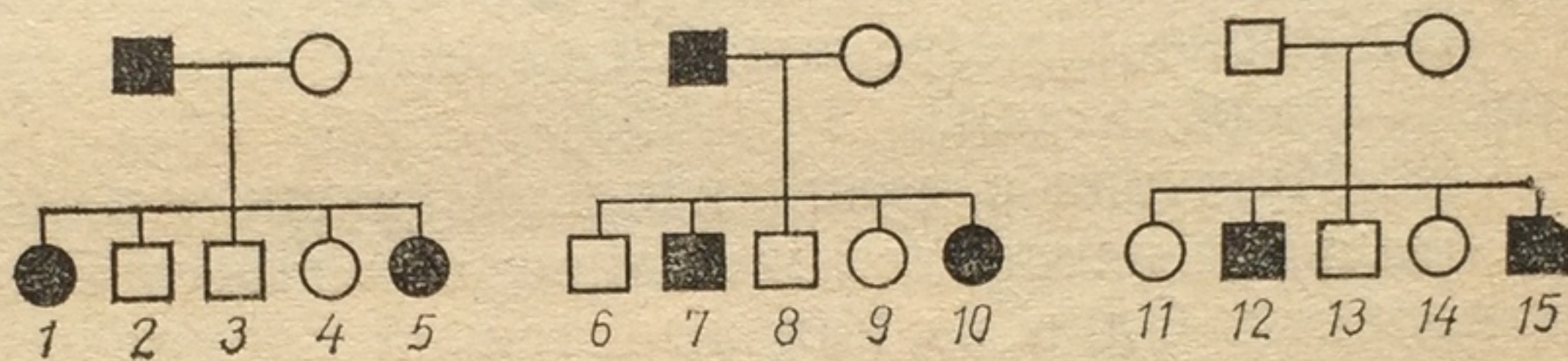
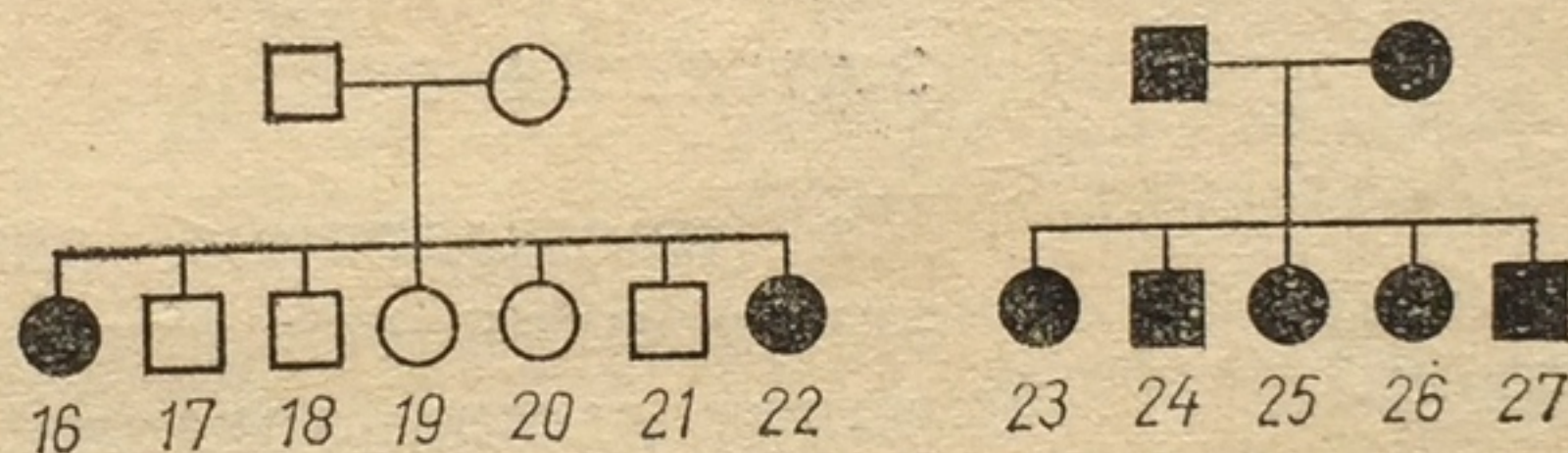


Рис. 15. Родословные человека с учетом признака: способность определять вкус фенилтиомочевина (к задачам № 39—42).



40. Если женщина № 9 выйдет замуж за мужчину № 18, то какие дети у них будут? (См. задачу 39 и рис. 15.)

41. Если мужчина № 12 женится на женщине № 25, какие у них могут быть дети? (См. задачу 39 и рис. 15.)

42. Если женщина № 11 выйдет замуж за мужчину № 2, то какие у них будут дети? (См. задачу 39 и рис. 15.)

43. В следующей семейной родословной (рис. 16) встречается признак седая прядь волос, который наследуется как доминантный. Определите, какие потомки будут от браков кузенов:  $1 \times 5$ ;  $2 \times 6$ ;  $3 \times 7$ .

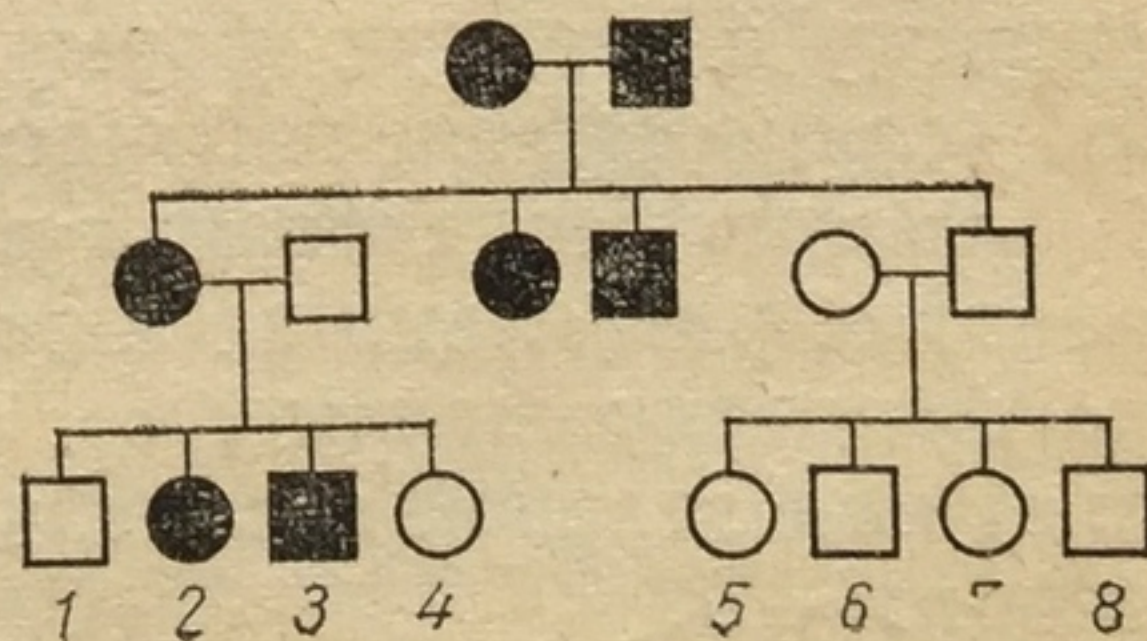
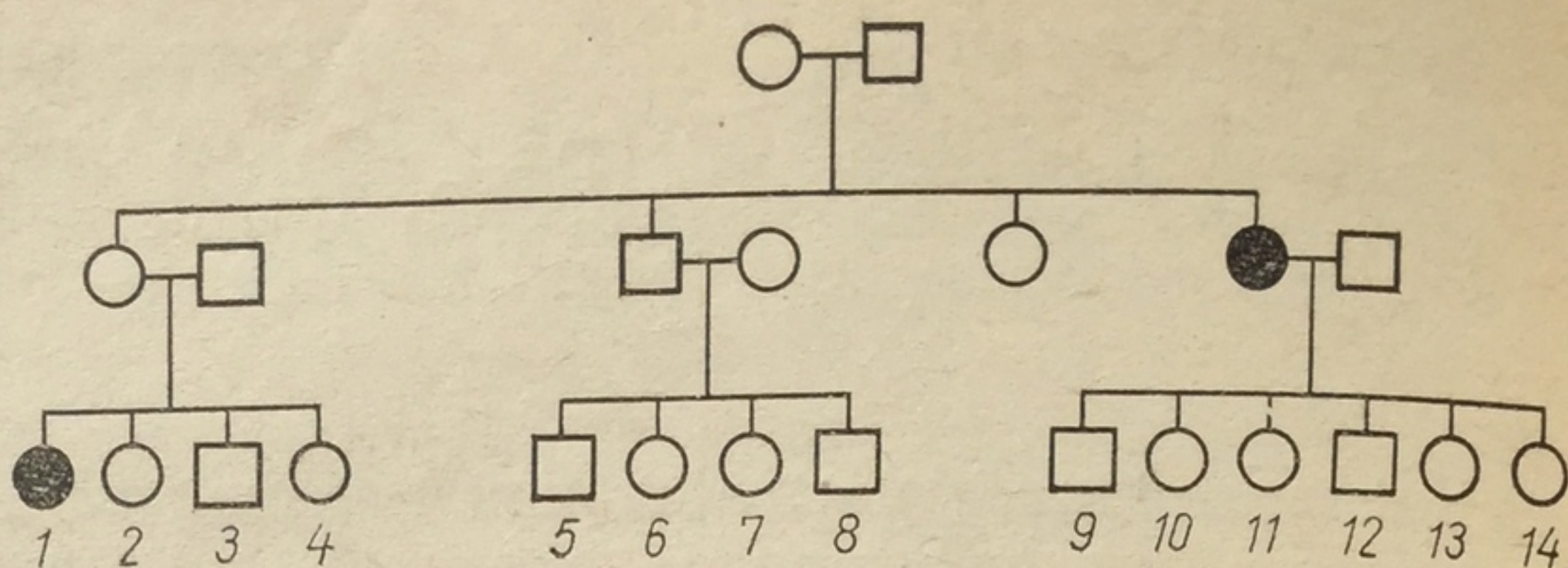


Рис. 16. Родословная семьи с учетом признака седая прядь волос (к задаче № 43).



Рис. 17. Родословная семьи с учетом признака рыжей окраски волос (к задаче № 44).



44. В семье (рис. 17) признак рыжих волос наследуется как рецессивный. Какое будет потомство, если следующие кузены поженятся  $1 \times 5$ ;  $2 \times 8$ ;  $6 \times 9$ ;  $3 \times 11$ ;  $1 \times 12$ ?

45. Если две сестры — идентичные, т. е. однояйцевые, близнецы — выйдут замуж за двух братьев — идентичных близнецов и у них будут дети, будут ли эти дети похожи друг на друга как идентичные близнецы?

46. Если мать и отец резус-положительные (доминантный признак), то может ли быть их дочь резус-отрицательная?

47. Ребенок резус-положительный. Какие группы крови могут иметь его родители?

48. Мужчина с полидактилией (лишние пальцы) женится на нормальной пятипалой женщине; они имеют 5 детей, и все с полидактилией. Один из них женится на нормальной женщине, и они имеют несколько детей. Много ли их детей будут с полидактилией?

## ЗАНЯТИЕ 5

Тема.

**Дигибридное скрещивание.**

На предыдущем занятии анализировались закономерности наследования в случае, когда родительские организмы различались по одной паре признаков (моногибридное скрещивание). Однако значительно чаще организмы отличаются друг от друга по многим признакам. В этом случае скрещивание называется полигибридным. Простейший тип полигибридного скрещивания — скрещивание дигибридное.

В дигибридном скрещивании родительские организмы различаются по двум парам контрастных альтернативных признаков. Например, растения одного сорта гороха (*Pisum sativum*) имеют семена зеленые и гладкие, а другого — желтые и морщинистые, т. е. различаются по двум парам признаков — окраске (желтая и зеленая) и форме семян (гладкая и морщинистая).

При скрещивании этих сортов гибридные семена имеют желтую окраску и гладкую форму, т. е. проявляется первый закон Менделя — единообразие гибридов  $F_1$ , или закон доминирования (рис. 18).

Анализ наследования в дигибридном скрещивании нужно вести вначале отдельно по каждой паре признаков. Так как семена  $F_1$  по фенотипу желтые, то, следовательно, желтая окраска доминирует над зеленой и аллель желтого цвета можно обозначить  $A$ , зеленого —  $a$ .



Поскольку признак морщинистой формы семян в  $F_1$  не проявился, он является рецессивным, а гладкая форма — доминантна. В генетике принято обозначать аллели разных генов различными буквами. Обозначим аллель гладкой формы  $B$ , морщинистой —  $b$ . Теперь можно написать генотипы исходных сортов и гибрида  $F_1$ . Сорт с зелеными гладкими семенами имеет генотип  $aaBB$ , с желтыми морщинистыми —  $AAbb$  (рис. 18), и гаметы этих растений будут соответственно  $aB$  и  $Ab$ . Тогда генотип гибрида  $F_1$  будет  $AaBb$ . Этот гибрид гетерозиготен сразу по двум парам аллелей,

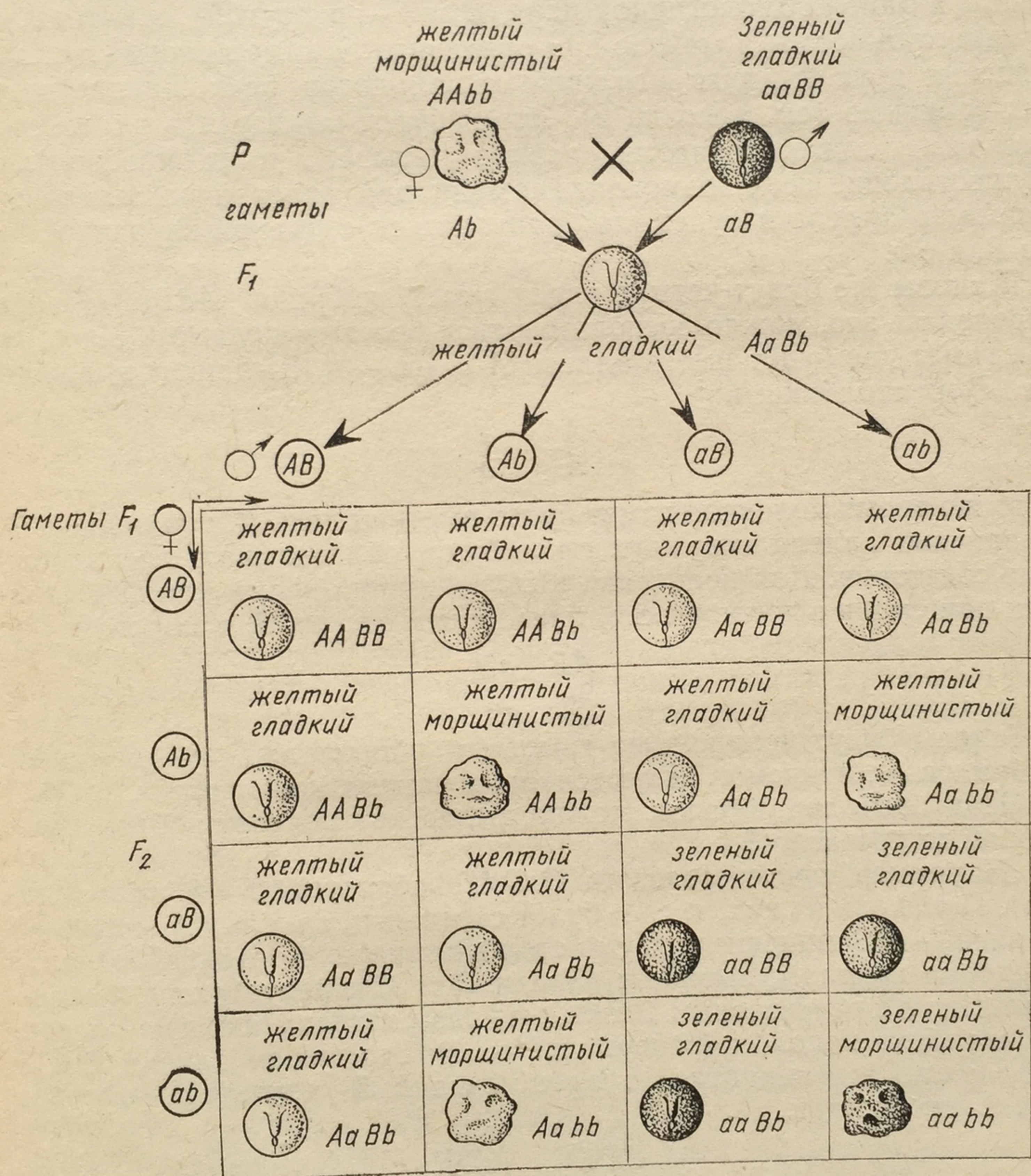


Рис. 18. Наследование окраски и формы семян у гороха.  
Факторы: окраска семян ( $A$  — желтая,  $a$  — зеленая); форма семени ( $B$  — гладкая,  $b$  — морщинистая).



т. е. является дигетерозиготой. Организм, гетерозиготный по одной паре аллелей, называется моногетерозиготой, по трем — тригетерозиготой и т. д.

Чтобы определить, сколько типов гамет образует гибридное растение  $F_1$ , можно воспользоваться правилом, выведенным Менделем. Число сортов гамет, образуемое организмом того или иного генотипа, равно 2, возведенным в степень, равную степени гетерозиготности, т. е. для моногетерозиготы число типов гамет будет  $2^1=2$ , для дигетерозиготы —  $2^2=4$ ; тригетерозиготы —  $2^3=8$  и т. д.

Аллели разных генов находятся в негомологичных хромосомах ( $A$  и  $a$  в одной гомологичной паре,  $B$  и  $b$  — в другой), а негомологичные хромосомы в мейозе при образовании гамет расходятся независимо друг от друга в отличие от гомологов, расхождение которых зависимо (см. занятие 2). Это и будет определять число сортов гамет дигетерозиготы, равное четырем, и равновероятное осуществление всех возможных комбинаций аллелей разных генов, например аллель  $a$  будет комбинироваться с равной вероятностью и с  $B$ , и с  $b$ .

Каковы же будут четыре типа гамет гибрида  $AaBb$ ? Чтобы определить это, можно воспользоваться простым приемом. Из четырех гамет две будут иметь аллели  $A$  и две —  $a$ . Выпишем эти аллели двумя столбиками:

$A$	$a$
$A$	$a$

В то же время половина гамет будет иметь аллель  $B$ , половина —  $b$ . Различные аллели этих двух генов будут образовывать всевозможные сочетания. Для получения этих сочетаний делим каждый столбик пополам и в половине столбика пишем аллель  $B$ , в половине —  $b$ :

$AB$	$aB$
$Ab$	$ab$

Таковы будут четыре типа гамет (и яйцеклеток, и спермиев) гибридов  $F_1$ , причем образуются они в равных количествах.

Подобным же образом можно выписать гаметы, образуемые любой гетерозиготой.

Например, тригетерозигота  $CcDdEe$  образует  $2^3=8$  типов гамет. Половина из них, т. е. 4, будет содержать аллель  $C$ , другая половина —  $c$ . Выпишем их двумя столбиками (по 4). Далее, разделив столбики пополам, выпишем аллели  $D$  и  $d$ , чередуя их по 2 доминантных и 2 рецессивных. Затем еще раз разделим каждую половину столбика пополам (теперь уже по 1) и выпишем аллели  $E$  и  $e$ , чередуя по 1 доминантной и 1 рецессивной. В результате получаем все 8 типов гамет.

$CDE$	$cDE$
$CDe$	$cDe$
$CdE$	$cdE$
$Cde$	$cde$



Вернемся к анализу наследования окраски и формы семян у гороха. При самоопылении гибридного растения все возможные комбинации яйцеклеток и спермиев в ходе оплодотворения будут осуществляться с равной вероятностью.

Определить расщепление в  $F_2$  можно с помощью специальной таблицы, называемой решеткой Пеннета (рис. 18). В верхней горизонтальной графе выписывают мужские гаметы, в левой вертикальной — женские. В клетках таблицы, находящихся на пересечениях горизонтальных и вертикальных линий, выписывают соответствующие генотипы и фенотипы гибридов  $F_2$ .

Воспользовавшись рисунком, проанализируем расщепление по окраске семян и получим 12 семян желтых и 4 зеленых, или, при сокращении коэффициентов, 3 желтых доминантных к 1 зеленому рецессивному, как в обычном моногибридном скрещивании. Такое же расщепление получается и по форме семян: 12 гладких и 4 морщинистых, т. е. тоже 3 : 1. Следовательно, в  $F_2$  дигибридного скрещивания проявляется второй закон Менделя — закон расщепления.

При одновременном анализе обеих пар признаков получается следующее расщепление: 9 семян желтых гладких, 3 желтых морщинистых, 3 зеленых гладких и 1 зеленое морщинистое. Это расщепление представляет собой отражение двух независимых расщеплений по каждой паре признаков. Если перемножить два моногибридных расщепления:

$$\begin{array}{l} 3 \text{ желтых} : 1 \text{ зеленое} \\ \times \\ 3 \text{ гладких} : 1 \text{ морщинистое,} \end{array}$$

то получится дигибридное расщепление по фенотипу — 9 желтых гладких: 3 желтых морщинистых: 3 зеленых гладких: 1 зеленое морщинистое. Следовательно, в  $F_2$  дигибридного скрещивания отдельные пары признаков ведут себя независимо, комбинируясь во всех возможных сочетаниях. Независимое наследование признаков — третий закон Менделя, а само явление образования новых комбинаций признаков называется комбинативной изменчивостью. Благодаря комбинативной изменчивости в  $F_2$ , кроме родительских комбинаций признаков (зеленые гладкие семена и желтые морщинистые), появляются новые — зеленые морщинистые семена и желтые гладкие.

Анализируем расщепление по генотипу, начиная с расщепления по каждой паре аллелей отдельно. По аллелям окраски семян получаем 4  $AA$  : 8  $Aa$  : 4  $aa$ , или 1  $AA$  : 2  $Aa$  : 1  $aa$ , по аллелям формы 4  $BB$  : 8  $Bb$  : 4  $bb$ , т. е. также 1 : 2 : 1. Следовательно, аллели каждого гена в дигибридном скрещивании, как и признаки, которые они определяют, дают картину моногибридного расщепления. Одновременный анализ по обоим парам аллелей дает следующее расщепление по генотипу: 1  $AABB$ , 2  $AaBB$ , 2  $AABb$ , 4  $AaBb$ , 1  $AAbb$ , 2  $Aabb$ , 1  $aaBB$ , 2  $aaBb$ , 1  $aabb$ . Подобно тому как расщепление по фенотипу 9 : 3 : 3 : 1 складывается из двух независимых расщеплений 3 : 1,



расщепление по генотипу есть результат двух независимых расщеплений —  $1AA:2Aa:1aa$  и  $1BB:2Bb:1bb$ .

В анализе наследования для краткости удобно пользоваться так называемым фенотипическим радикалом, т. е. той частью генотипа организма, которая определяет его фенотип. Например, генотипы  $Aabb$  и  $AAbb$  будут иметь фенотипический радикал  $Ab$ . Поскольку при таком фенотипическом радикале за доминантной аллелью  $A$  могут быть скрыты аллели и  $A$ , и  $a$ , обычно в радикале после  $A$  ставят тире ( $A-$ ). В то же время фенотипический радикал  $b$  говорит о том, что второй аллелью может быть тоже только рецессивная аллель  $b$ . Поэтому в радикал можно вписать и эту аллель —  $bb$ . Подставляя в фенотипический радикал на место прочерка разные аллели, можно получить все генотипы, которые соответствуют этому радикалу. Так, радикалу  $aaB-$  соответствуют генотипы  $aaBB$  и  $aaBb$ .

Пользуясь фенотипическими радикалами, можно без решетки Пеннета выписать расщепление в потомстве любого гибрида. Сделаем это для проанализированного скрещивания. Гибрид  $AaBb$  дает гаметы  $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$  и  $ab$ . Эти гаметы одновременно являются и фенотипическими радикалами гибридов  $F_2$ . Есть простое правило, пользуясь которым можно определить частоту встречаемости тех или иных фенотипов в  $F_2$ . Фенотип, который в фенотипическом радикале не имеет ни одного доминантного гена (например  $aabb$ ), имеет частоту, равную единице. Для фенотипов, имеющих доминантные гены в фенотипическом радикале, коэффициент будет равен трем, возведенным в степень, равную числу доминантных генов. Например, для радикала  $A-bb$  коэффициент будет равен  $3^1=3$ , для  $A-B-$  соответственно  $3^2=9$  и т. п.

Теперь можно выписать расщепление по фенотипу в  $F_2$  с помощью фенотипических радикалов:  $9A-B-$ ,  $3A-bb$ ,  $3aaB-$  и  $1aabb$ .

Есть еще одно правило, с помощью которого, используя фенотипические радикалы, можно определить расщепление в потомстве гибрида (в  $F_2$ ) по генотипу. В  $F_2$  любая гомозиготная форма имеет частоту встречаемости, равную единице, а гетерозигота имеет коэффициент, равный двум, возведенным в степень гетерозиготности. Так, для  $AAbb$  коэффициент  $=1$ , для  $Aabb$  —  $2^1=2$ , для  $AaBb$  —  $2^2=4$  и т. п.

Воспользовавшись перечисленными правилами, напомним таблицу расщепления  $F_2$  по фенотипу и генотипу (табл. 5).

### Цель занятия

Ознакомление с основными закономерностями наследования (доминированием, расщеплением, независимым наследованием) при дигибридном скрещивании.

### Материал

На каждого студента — по одному снопику растений гороха: материнского сорта (желтые морщинистые семена), отцовского (зеленые гладкие семена), гибрида  $F_1$ , гибрида  $F_2$ .

Фенотипический радикал

Фенотипы семян

Генотипы семян

Оборудование

На каждого

Выполнение

Анализ наследования

пике материнского

Убедиться, что

цу, составлен

снопике отцовского

убедиться, что

Обмолотить

$F_1$ . Убедиться,

доминирование

в таблицу.

Обмолотить

$F_2$ . Убедиться,

тые и зеленые)

Желтые и з

ки Петри, под

Провести с

ных студентам

щепление соот

Анализ нас

семена матери

стые.

Затем прос

Убедиться, что

Просмотреть

что все семена

гладкой формы

Просмотреть

и среди желтых



Таблица 5

Фенотипический радикал	9A-B-	3A-bb	3aaB-	1aabb
Фенотипы семян	Желтые гладкие	Желтые морщинистые	Зеленые гладкие	Зеленые морщинистые
Генотипы семян	1AABB 2AaBB 2AABb 4AaBb	1AAbb 2Aabb	1aaBB 2aaBb	1aabb

### Оборудование

На каждого студента — 7 половинок чашек Петри.

### Выполнение работы

**Анализ наследования окраски семян.** Обмолотить бобы на снопике материнского растения. Горошины высыпать в чашку Петри. Убедиться, что все горошины желтые. Записать результат в таблицу, составленную по типу таблицы 6. Затем обмолотить бобы на снопике отцовского растения. Горошины высыпать в чашку Петри, убедиться, что все они зеленые, вписать результат в таблицу.

Обмолотить бобы на снопике растения с гибридными семенами  $F_1$ . Убедиться, что все семена одинаковые — желтые. Установить доминирование желтой окраски над зеленой. Вписать результаты в таблицу.

Обмолотить бобы на снопике гибридного растения с семенами  $F_2$ . Убедиться, что в каждой бобе семена разные по окраске (желтые и зеленые), т. е. установить факт расщепления по окраске.

Желтые и зеленые горошины поместить отдельно в разные чашки Петри, подсчитать и вписать результаты в таблицу.

Провести статистический анализ суммарных данных, полученных студентами группы, и доказать, что фактически полученное расщепление соответствует теоретически ожидаемому отношению 3 : 1.

**Анализ наследования формы семян.** Посмотреть обмолоченные семена материнского растения, убедиться, что все они морщинистые.

Затем посмотреть обмолоченные семена отцовского растения. Убедиться, что все они гладкие. Вписать оба результата в таблицу.

Посмотреть обмолоченные гибридные семена  $F_1$ . Убедиться, что все семена одинаковые — гладкие. Установить доминирование гладкой формы над морщинистой. Вписать результаты в таблицу.

Посмотреть обмолоченные семена гибридов  $F_2$ , убедиться, что и среди желтых, и среди зеленых горошин имеются семена двух ти-



Таблица 6

Результаты количественного анализа наследования отдельных пар признаков—окраски и формы семян у гороха в дигибридном скрещивании

	Число горошин					
	Окраска			Форма		
	жел- тые	зеле- ные	всего	глад- кие	морщи- нистые	всего
Материнский сорт . . . . .	Все	0		0	Все	
Отцовский сорт . . . . .	0	Все		Все	0	
$F_1$ . . . . .	Все	0		Все	0	
$F_2$ Данные, полученные студентом . . . . .	57	23	80	62	18	80
Фактическое расщепление — данные, полученные всеми студентами группы (p) . . . . .	1177	391	1568	1205	363	1568
Ожидаемое отношение . . . . .	3	1	4	3	1	4
Теоретически ожидаемое расщепление (q) . . . . .	1176	392	1568	1176	392	1568
Отклонение (d) . . . . .	+1	—1		+29	—29	
$d^2$ . . . . .	1	1		841	841	
$\chi^2 = \sum \frac{d^2}{q} = 0,001 + 0,001 = 0,002;$ $n' = 1; P \gg 0,05;$				$0,71 + 2,14 = 2,85;$ $n' = 1; P > 0,05.$		

пов — гладкие и морщинистые, т. е. установить факт расщепления по форме семян. Желтые горошины разложить в две чашки Петри: в одну — гладкие, в другую — морщинистые; так же поступить с зелеными семенами. Подсчитать количество гладких и морщинистых семян, вписать результаты в таблицу.

Провести статистический анализ суммарных данных, полученных всеми студентами группы, и доказать, что фактически полученное расщепление соответствует ожидаемому отношению 3 : 1.

**Одновременный анализ наследования окраски и формы семян.** Просмотреть обмолоченные горошины материнского растения. Убедиться, что все горошины желтые по окраске и морщинистые по форме. Затем просмотреть обмолоченные горошины отцовского растения. Убедиться, что все они зеленые и гладкие. Установить, что исходные сорта различаются по двум парам альтернативных признаков — окраске и форме семян. Записать оба результата в таблицу, составленную по типу таблицы 7.

Проанализировать обмолоченные гибридные семена  $F_1$ . Убедиться, что все семена одинаковые — желтые по окраске и гладкие по



Таблица 7

Результаты количественного анализа наследования окраски и формы семян у гороха (дигибридное скрещивание)

	Число горошин				
	желтых гладких	желтых морщи- нистых	зеленых гладких	зеленых морщи- нистых	Всего
Материнский сорт . . . . .	0	Все	0	0	
Отцовский сорт . . . . .	0	0	Все	0	
$F_1$	Все	0	0	0	
$F_2$					
Данные, полученные студен- том . . . . .	42	15	20	3	80
Фактическое расщепление — суммарные данные, полученные всеми студентами группы ( $p$ ) .	904	273	301	90	1568
Ожидаемое отношение . . . .	9	3	3	1	16
Теоретически ожидаемое рас- щепление ( $q$ ) . . . . .	882	294	294	98	1568
Отклонение ( $d$ ) . . . . .	+22	—21	+7	—8	
$d^2$ . . . . .	484	441	49	64	
$\chi^2 = \sum \frac{d^2}{q} = 0,55 + 1,50 + 0,16 + 0,65 = 2,86;$ $n' = 3; P > 0,05.$					

форме за счет доминирования соответствующих аллелей. Записать результаты в таблицу.

Проанализировать семена  $F_2$ . С этой целью просмотреть обмолоченные и уже разложенные в разные чашки Петри горошины всех четырех типов: желтые гладкие, желтые морщинистые, зеленые гладкие и зеленые морщинистые. Обратите внимание, что, кроме родительских сочетаний признаков (желтые морщинистые и зеленые гладкие горошины), появились новые: желтые гладкие и зеленые морщинистые. Таким образом, установить факт комбинативной изменчивости.

Подсчитать горошины каждого фенотипического класса и вписать результаты в таблицу. Провести статистический анализ результатов, полученных всеми студентами группы, и доказать, что фактически полученное расщепление соответствует теоретически ожидаемому отношению 9:3:3:1.

**Составление схемы скрещивания.** Составить две схемы скрещивания, воспользовавшись двумя способами выписывания расщепления в  $F_2$  с помощью решетки Пеннета (рис. 18) и посредством фено-



типических радикалов; генотипы в пределах одного и того же радикала выписать с учетом приведенных на странице 54 правил. При составлении схемы скрещивания удобно расположить чашки Петри с горошинами в порядке, соответствующем схеме:

$P$	желтые морщинистые	$\times$	зеленые гладкие
$F_1$	желтые гладкие		
$F_2$	желтые гладкие	желтые морщинистые	зеленые гладкие
			зеленые морщинистые

### Вопросы и задачи

1. Определите, какое будет расщепление в потомстве анализирующего скрещивания гибридных растений гороха ( $F_1$ ).

2. Посеяна желтая морщинистая горошина неизвестного происхождения. Какие могут быть по окраске и форме семена на растении, выросшем из этой горошины? из зеленой морщинистой?

3. У плодов арбуза корка может быть зеленая или полосатая, форма плода — длинная или круглая. Гомозиготное растение с длинными зелеными плодами скрещено с гомозиготным же, имеющим круглые полосатые плоды. В  $F_1$  плоды круглые зеленые. Какие будут  $F_2$  и оба  $F_b$ ?

Что получится в  $F_1$  и  $F_2$  при скрещивании сортов с круглыми зелеными и длинными зелеными плодами?

4. У морской свинки курчавая шерсть определяется геном  $R$ , гладкая —  $r$ ; короткая —  $L$ , длинная —  $l$ ; черная окраска шерсти —  $B$ , белая —  $b$ . Какое будет  $F_1$  и  $F_2$  при скрещивании свинок, различающихся по аллелям всех трех генов? Что получится при скрещивании гибрида  $F_1$  с гладко- и длинношерстной белой свинкой?

5. Самец морской свинки, имеющий длинную черную курчавую шерсть, скрещен с самкой, шерсть которой курчавая короткая и белая. В нескольких пометах этой пары получено 15 курчавых короткошерстных и черных свинок, 13 курчавых длинношерстных черных, 4 гладких короткошерстных черных и 5 гладких длинношерстных черных. Каковы генотипы родителей? Какое ожидается отношение различных классов? Докажите статистически, соответствует ли расщепление ожидаемому отношению.

6. Черные морские свинки с курчавой шерстью при скрещивании друг с другом дали двух потомков — курчавого белого и гладкого черного. Какое потомство можно ожидать в дальнейшем от этих свинок?

7. У собак черная окраска шерсти определяется геном  $B$ , коричневая —  $b$ , сплошная —  $S$ , пегая —  $s$ .

а) Коричневый отец и черно-пегая мать имеют 5 щенков: 1 черный, 1 коричневый, 1 черно-пегий и 2 коричнево-пегих. Каковы генотипы родителей?



б) У черных родителей 6 щенков — все черные. Каковы возможные генотипы родителей? Можно ли это определить с такой же точностью, как в первом случае?

8. У кур черная окраска оперения определяется геном  $E$ , бурая —  $e$ , наличие хохла —  $C$ , отсутствие —  $c$ . Бурый хохлатый петух скрещен с черной курицей без хохла. В их потомстве половина цыплят черных хохлатых и половина бурых хохлатых. Каковы генотипы родителей — петуха и курицы?

9. Курица и петух черные хохлатые. От них получено 13 цыплят: 7 черных хохлатых, 3 бурых хохлатых, 2 черных без хохла и 1 бурый без хохла. Каковы генотипы петуха и курицы?

10. У флоксов белая окраска цветков определяется геном  $W$ , кремовая —  $w$ ; плоский венчик —  $S$ , воронковидный —  $s$ . Растение с белыми воронковидными цветками скрещено с растением, имеющим кремовые плоские цветки. В потомстве  $\frac{1}{4}$  растений имеет цветки белые плоские,  $\frac{1}{4}$  — белые воронковидные,  $\frac{1}{4}$  — кремовые плоские и  $\frac{1}{4}$  — кремовые воронковидные. Определите генотипы исходных растений.

11. Растение флокса с белыми воронковидными цветками скрещено с растением, имеющим кремовые плоские цветки. Из 76 потомков 37 имеют цветки белые плоские и 39 — кремовые плоские. Определите генотипы исходных растений.

12. У томатов красная окраска плода определяется доминантным геном  $R$ , желтая —  $r$ ; нормальный рост растения —  $D$ , карликовый —  $d$ . Имеются сорта желтоплодный нормальный и красноплодный карликовый. Как с этим исходным материалом целесообразнее получить гомозиготные формы: красноплодную нормальную и желтоплодную карликовую? Какую получить легче?

13. У дурмана пурпурная окраска цветков ( $P$ ) доминирует над белой ( $p$ ), а колючие семенные коробочки ( $S$ ) — над гладкими ( $s$ ).

Пурпурноцветковое гладкое растение, скрещенное с белоцветковым колючим, дало 320 пурпурноцветковых колючих и 312 пурпурноцветковых гладких. Каковы будут фенотипы и генотипы потомков, полученных от скрещивания этих двух типов  $F_1$  между собой?

14. Скрещены гомозиготные растения дурмана: 1) пурпурные цветки и колючие коробочки  $\times$  белые цветки и гладкие коробочки; 2) пурпурные цветки и гладкие коробочки  $\times$  белые цветки и гладкие коробочки.  $F_1$  от скрещивания № 1 скрещено с  $F_1$  от скрещивания № 2. Какое получится потомство?

15. У тыквы белая окраска плодов определяется геном  $W$ , окрашенность —  $w$ ; дисковидная форма плода —  $S$ , сферическая —  $s$ . Сколько разных генотипов может быть в отношении окраски и формы плодов? Какие фенотипы соответствуют этим генотипам? Сколько возможно различных гомозиготных форм?

16. Растение тыквы с белыми дисковидными плодами, скрещенное с растением, имеющим белые шаровидные плоды, дает 38 растений с белыми дисковидными, 36 — с белыми шаровидными, 13 —



с желтыми дисковидными и 12 — с желтыми шаровидными плодами. Определите генотипы родителей.

17. Растение с белыми дисковидными плодами, скрещенное с растением, имеющим белые дисковидные плоды, дало: 28 растений с белыми дисковидными плодами, 9 — с белыми шаровидными, 10 — с желтыми дисковидными и 3 — с желтыми шаровидными. Определите генотипы родителей. Какое получится потомство при самоопылении растений каждого фенотипического класса?

• 18. При скрещивании белой хохлатой курицы с черным без хохла петухом цыплята хохлатые и имеют пестрое (белое с черными крапинками) оперение. Определите расщепление в  $F_2$ . Что получится, если гибриды  $F_1$  скрестить с обеими исходными формами?

19. От скрещивания двух сортов земляники, один из которых имеет усы и красные ягоды, а у второго ягоды белые и усы отсутствуют, растения  $F_1$  имеют усы и розовые ягоды. Можно ли вывести сорт с розовыми ягодами и безусый?

20. При возвратном скрещивании гибрида  $F_1$  из задачи № 19 с безусым растением, имеющим белые ягоды, получилось следующее расщепление: 11 растений усатых с розовыми ягодами, 16 усатых с белыми ягодами, 13 безусых с белыми ягодами и 18 безусых с розовыми ягодами. Какое вы ожидаете отношение в  $F_2$ ? Докажите статистически, соответствует ли полученное расщепление этому отношению.

21. У душистого горошка высокий рост ( $T$ ) доминирует над карликовым ( $t$ ), зеленая окраска бобов ( $G$ ) — над желтой ( $g$ ), а круглая форма семян ( $R$ ) — над морщинистой ( $r$ ). Ответьте на вопросы:

а) Какое будет потомство следующих скрещиваний (даны генотипы родителей):

$$\begin{array}{ll} TTGgRr \times ttGgrr \\ TTGGRr \times TtGgRr \\ ttggRr \times TtGgrr \\ TtGgrr \times ttGgRr \end{array}$$

б) Каков будет фенотип гибридов  $F_1$  от скрещивания гомозиготного карликового душистого горошка с зелеными морщинистыми семенами с гомозиготным высоким желтозерным крупнозерным горошком? Какие гаметы будут образовываться у гибрида  $F_1$ ? Каково будет расщепление в  $F_2$  и обоих  $F_2$ ?

22. У кур белое оперение доминирует над окрашенным, оперенность голени — над голоногостью, гороховидный гребень — над листовидным.

Скрещена гомозиготная белая с оперенными ногами и гороховидным гребнем курица с окрашенным голоногим с листовидным гребнем петухом. Какая часть белых оперенных с гороховидным гребнем потомков  $F_2$  от этого скрещивания не даст расщепления при скрещивании с окрашенными голоногими с простым гребнем птицами?



Таблица 8

Рост растения	Окраска плодов	Форма плодов	Количество
высокое	желтая	круглая	58
высокое	красная	круглая	61
карликовое	желтая	круглая	62
карликовое	красная	круглая	59
высокое	желтая	длинная	19
высокое	красная	длинная	20
карликовое	желтая	длинная	21
карликовое	красная	длинная	20

23. Высокое красно- и круглоплодное растение томата, скрещенное с карликовым желто- и круглоплодным, дало в потомстве следующее расщепление (табл. 8).

Объясните полученные результаты.

24. Если кареглазый (доминант) мужчина-левша (рецессив) женится на голубоглазой женщине, лучше владеющей правой рукой, чем левой, и у них родится голубоглазый ребенок левша, то что можно сказать о генотипе матери, отца и ребенка?

25. На одного ребенка резус-отрицательного и имеющего группу крови MN претендуют две родительские пары: а) мать резус-отрицательная с группой крови M и отец резус-положительный с группой крови M; б) мать резус-положительная с группой крови N и отец тоже резус-положительный с группой крови M. Какой паре принадлежит ребенок?

26. Если отец глухонемой (рецессивный признак) с белым локоном надо лбом (доминантный признак), мать здорова и не имеет белой пряди, а ребенок рождается глухонемой и с белым локоном надо лбом, то можно ли сказать, что он унаследовал признаки от отца?

27. Мать имеет свободную мочку уха (доминантный признак) и гладкий подбородок, а отец — несвободную мочку уха и треугольную ямку на подбородке (доминантный признак). Сын имеет свободную мочку уха и треугольную ямку на подбородке, а дочь имеет те же признаки, что у матери. Напишите возможные генотипы родителей и детей.

28. Отец с курчавыми волосами (доминантный признак) и без веснушек и мать с прямыми волосами и с веснушками (доминантный признак) имеют троих детей. Все дети имеют веснушки и курчавые волосы. Напишите генотипы родителей и детей.

29. Если женщина с веснушками и с волнистыми волосами, отец которой не имел веснушек и имел прямые волосы, выходит замуж за мужчину с веснушками и прямыми волосами (оба родителя его имели такие же признаки), то какие дети у них могут быть?



## ЗАНЯТИЕ 6

Тема.

Взаимодействие генов.

Из явления доминирования вытекает, что в гетерозиготе аллели одного гена взаимодействуют друг с другом. Это взаимодействие проявляется в том, что доминантная аллель подавляет проявление рецессивной аллели. При неполном доминировании каждая из аллелей проявляется не полностью, следствием чего является промежуточное выражение признака.

В то же время анализ дигибридного скрещивания свидетельствует о том, что расщепление  $9:3:3:1$  может осуществиться только при соблюдении ряда условий и прежде всего при независимом наследовании признаков. Непременным условием является и отсутствие взаимодействия между аллелями разных генов. Действительно, аллели желтой и зеленой окраски проявляются одинаково в горошинах гладких и морщинистых, т. е. независимо от аллелей формы семени. Это связано с тем, что аллели желтого и зеленого цвета семян, с одной стороны, и морщинистой и гладкой формы — с другой, обуславливают разные свойства — окраски и формы.

Однако у любого организма каждое его свойство (окраска шерсти кролика, длина колоса ржи и т. п.) определяется многими генами. В этом случае аллели разных генов взаимодействуют друг с другом. При этом в потомстве дигетерозиготы ( $F_2$ ) могут наблюдаться необычные отношения —  $9:3:4$ ;  $9:7$ ;  $13:3$ ;  $12:3:1$ ;  $15:1$  и т. п. в зависимости от характера взаимодействия генов. Генетический анализ показывает, что эти необычные расщепления по фенотипу в  $F_2$  представляют собой видоизменение общей формулы  $9:3:3:1$ .

Различают три типа взаимодействия генов: комплементарность, эпистаз, полимерию. В случае комплементарности доминантные комплементарные гены при совместном нахождении в генотипе ( $A-B$ ) обуславливают развитие нового признака (новообразование) по сравнению с действием каждого гена в отдельности ( $A-bb$  и  $aaB$ ). Явление комплементарности можно рассмотреть на примере наследования окраски глаз у дрозофилы, у которой наряду с дикой красной окраской глаз встречается коричневая и ярко-красная.

Для генетического анализа этих окрасок необходимо провести три скрещивания: 1) красноглазых мух с яркоглазыми, 2) красноглазых с коричневоглазыми и 3) мух, имеющих ярко-красные и коричневые глаза.

### Первое скрещивание

♀ красные глаза	×	♂ ярко-красные глаза
AA	↓	aa
$F_1$	красные глаза	
	Aa	
$F_2$ 3 красные глаза	:	1 ярко-красные глаза
A-		aa

Из привеле  
сная окраска г  
пигмента доми

♀ кра

$F_1$

$F_2$  3 кр

Второе скр  
невая окраски  
красный пигме

♀ коричнев

$F_1$

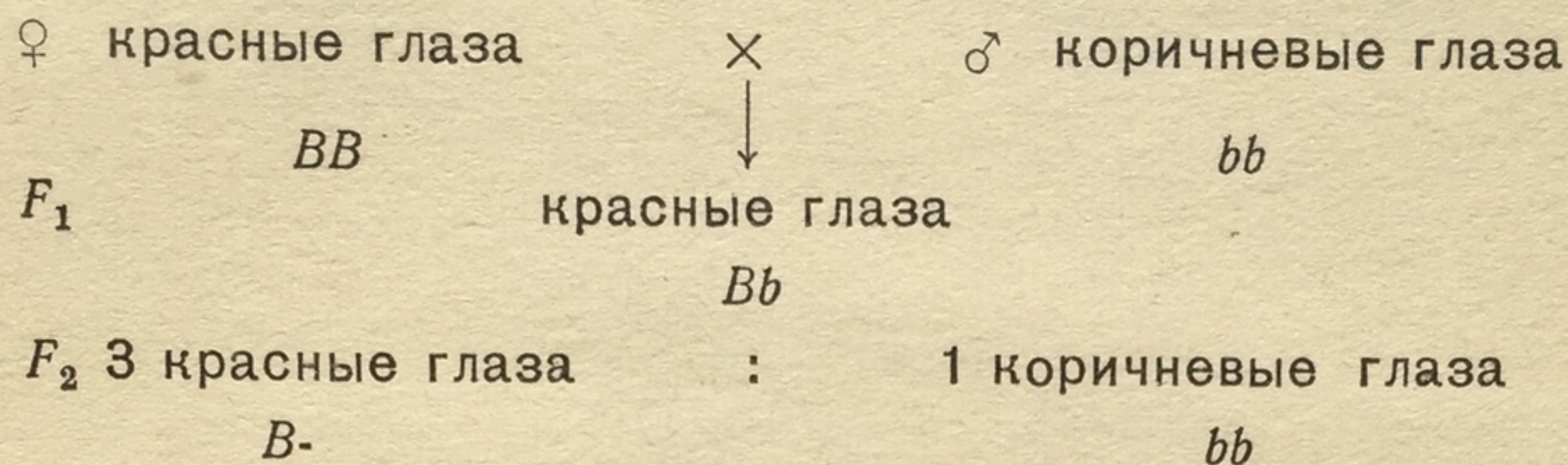
$F_2$  9 красны

Из первых  
мух должны  
третьего скрел  
го и второго о  
свидетельству  
сочетании в ге  
генотип красн  
зами будут в з  
а с яркими —  
Отсюда яс  
с яркоглазыми  
скрещиваниям  
В то же время  
как в обычном  
разить четыре  
ными на рису  
иметь только о  
В третьем о  
образования, х  
генов, — это кр  
из фенотипичес  
5 Зан. 1973



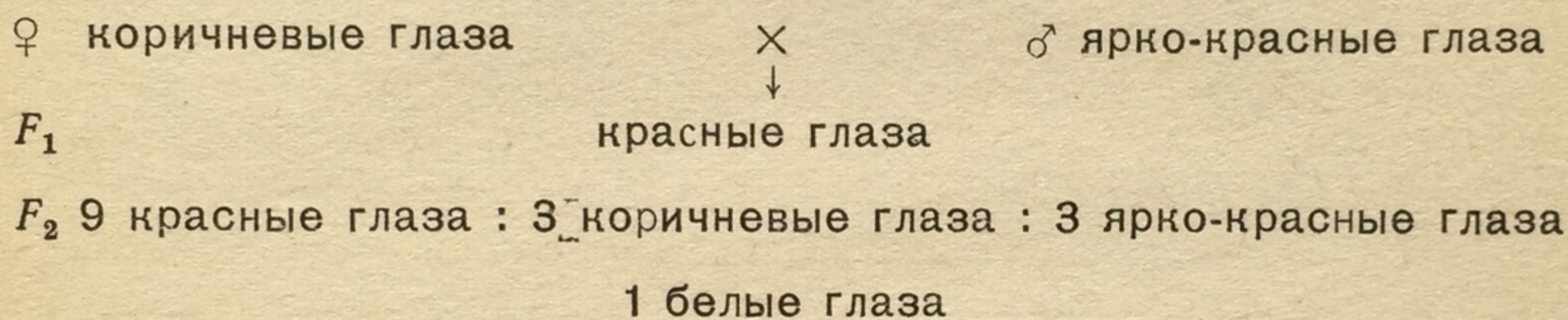
Из приведенного скрещивания видно, что красная и ярко-красная окраска глаз наследуются моногенно, причем аллель красного пигмента доминантна ( $A$ ), а ярко-красного — рецессивна ( $a$ ).

### Второе скрещивание



Второе скрещивание свидетельствует о том, что красная и коричневая окраски также определяются аллелями одного гена, причем красный пигмент ( $B$ ) доминирует над коричневым ( $b$ ).

### Третье скрещивание



Из первых двух скрещиваний вытекало, что коричневоглазые мухи должны иметь генотип  $bb$ , яркоглазые —  $aa$ . Появление в  $F_1$  третьего скрещивания красноглазых мух, которые, исходя из первого и второго скрещиваний, имеют обе доминантные аллели  $A$  и  $B$ , свидетельствует о том, что эти аллели должны быть в том или ином сочетании в генотипах мух всех исходных линий. Естественно, что генотип красноглазых мух будет  $AABV$ ; мухи с коричневыми глазами будут в этом случае нести аллель  $A$ , т. е. иметь генотип  $AAbb$ , а с яркими —  $B$  и, следовательно, генотип  $aaBV$ .

Отсюда ясно, что скрещивания красноглазых мух ( $AABV$ ) как с яркоглазыми ( $aaBV$ ), так и с коричневоглазыми ( $AAbb$ ) являются скрещиваниями моногибридными, дающими в  $F_2$  расщепление 3 : 1. В то же время гибриды  $F_1$  третьего скрещивания окажутся дигетерозиготами  $AaBb$ , дающими в потомстве расщепление по генотипу, как в обычном дигибридном скрещивании. Эти генотипы можно выразить четырьмя разными фенотипическими радикалами, приведенными на рисунке 19. Появившиеся в  $F_2$  белоглазые мухи могут иметь только один генотип —  $aabb$ .

В третьем скрещивании следует обратить внимание на два новообразования, характерных для комплементарного взаимодействия генов, — это красная окраска глаз у гибридов  $F_1$  и белая у одного из фенотипических классов  $F_2$  ( $aabb$ ).



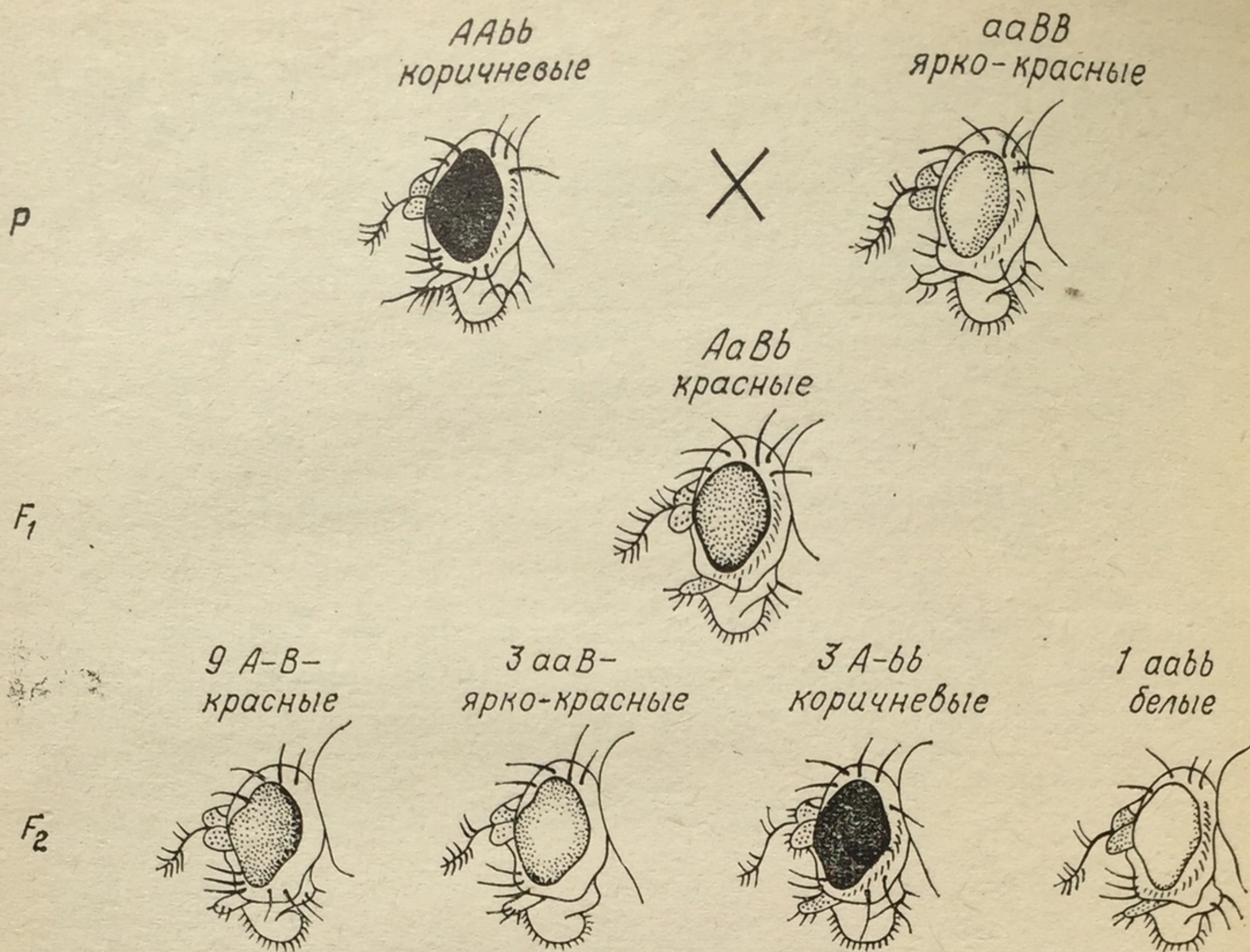
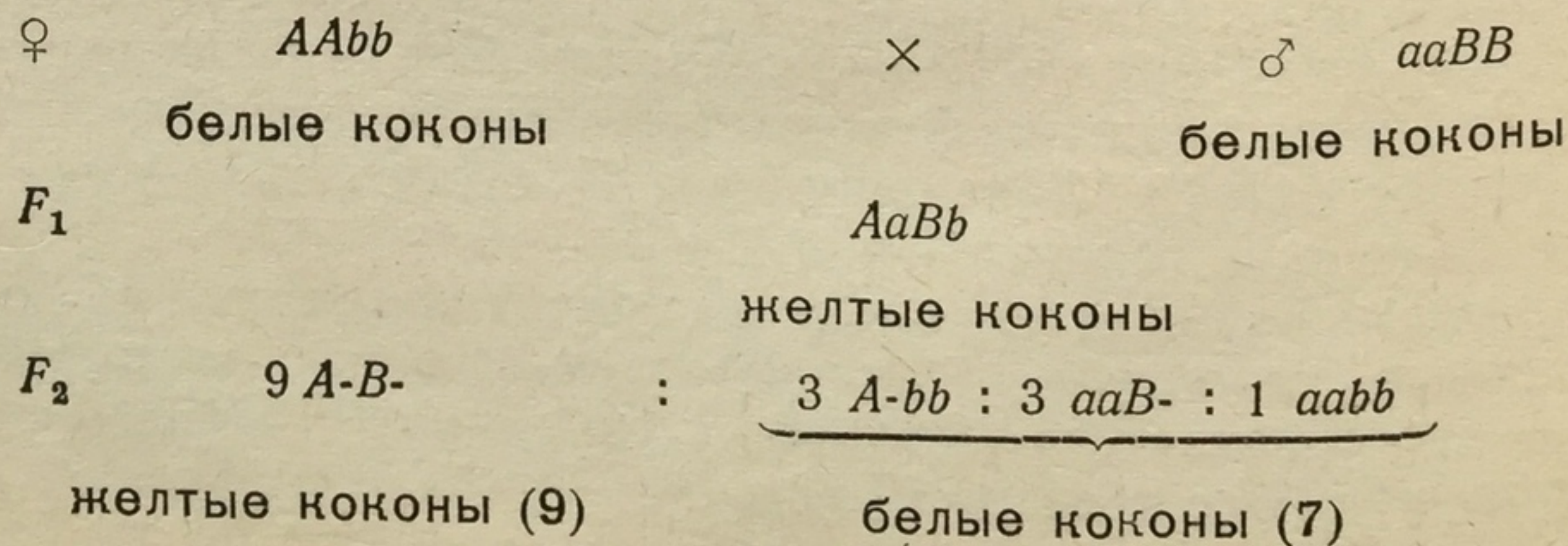


Рис. 19. Наследование окраски глаз у дрозофилы (комплементарность).  
Факторы окраски:  $a$  — ярко-красная,  $b$  — коричневая.

Итак, расщепление  $9:3:3:1$  при комплементарном взаимодействии генов проявляется в том случае, если доминантные аллели не имеют самостоятельного фенотипического проявления. Только будучи в генотипе вместе ( $A-B-$ ), они обуславливают красную окраску глаз. Каждая же из рецессивных аллелей имеет самостоятельное фенотипическое проявление ( $a$  — ярко-красная окраска глаз,  $b$  — коричневая). Если рецессивные аллели также не имеют самостоятельного фенотипического проявления, то расщепление в  $F_2$  видоизменяется — появляются только два фенотипических класса в отношении  $9:7$ ; например, у тутового шелкопряда (*Bombyx mori*) окраска кокона определяется наличием в генотипе двух доминантных аллелей  $A$  и  $B$ , а белая зависит от рецессивных аллелей  $a$  и  $b$ . В результате скрещивания двух разных белококонных пород могут получиться желтококонные гибриды.





Есть случаи, когда и доминантные, и рецессивные аллели обладают самостоятельным фенотипическим проявлением, тогда расщепление в  $F_2$  будет иное — 9:3:4. Например, у льна (*Linum usitatissimum*) аллель  $A$  определяет окрашенный венчик,  $a$  — неокрашенный (белый),  $B$  — голубой,  $b$  — розовый. Тогда:

♀	$AAbb$	×	♂	$aaBB$
	розовый	↓		белый
$F_1$	$AaBb$			
	голубой			
$F_2$	9 $A-B-$	:	3 $A-bb$	: 3 $aaB-$ : 1 $aabb$
	голубые (9)		розовые (3)	белые (4)

В ряде случаев комплементарные гены, способные к самостоятельному проявлению, при отсутствии дополнительного гена могут давать каждый в отдельности сходный фенотипический эффект. Характер расщепления при этом также изменяется. Так, у тыквы (*Cucurbita pepo*) есть сорта с разной формой плода: сферической, дисковидной и удлиненной. Сферическая форма плода обычно рецессивна по отношению к дисковидной. От скрещивания растений с плодами сферической формы, но имеющих разное происхождение, могут получаться гибридные растения, образующие дисковидные плоды. В потомстве таких растений будут появляться три фенотипических класса в отношении: 9 с дисковидными плодами, 6 со сферическими и 1 — с удлиненными.

♀	$AAbb$	×	♂	$aa BB$
	сферическая	↓		сферическая
$F_1$	$AaBb$			
	дисковидная			
$F_2$	9 $A-B-$	:	3 $A-bb$ : 3 $aaB-$	: 1 $aabb$
	дисковидная (9)		сферическая (6)	удлиненная (1)

Нетрудно понять, что и здесь имеет место взаимодействие двух генов, определяющих форму плода. Каждый из доминантных комплементарных генов обуславливает развитие плодов сферической формы, а их взаимодействие приводит к образованию дисковидных плодов. Взаимодействие рецессивных аллелей этих генов определяет развитие плодов удлиненной формы.

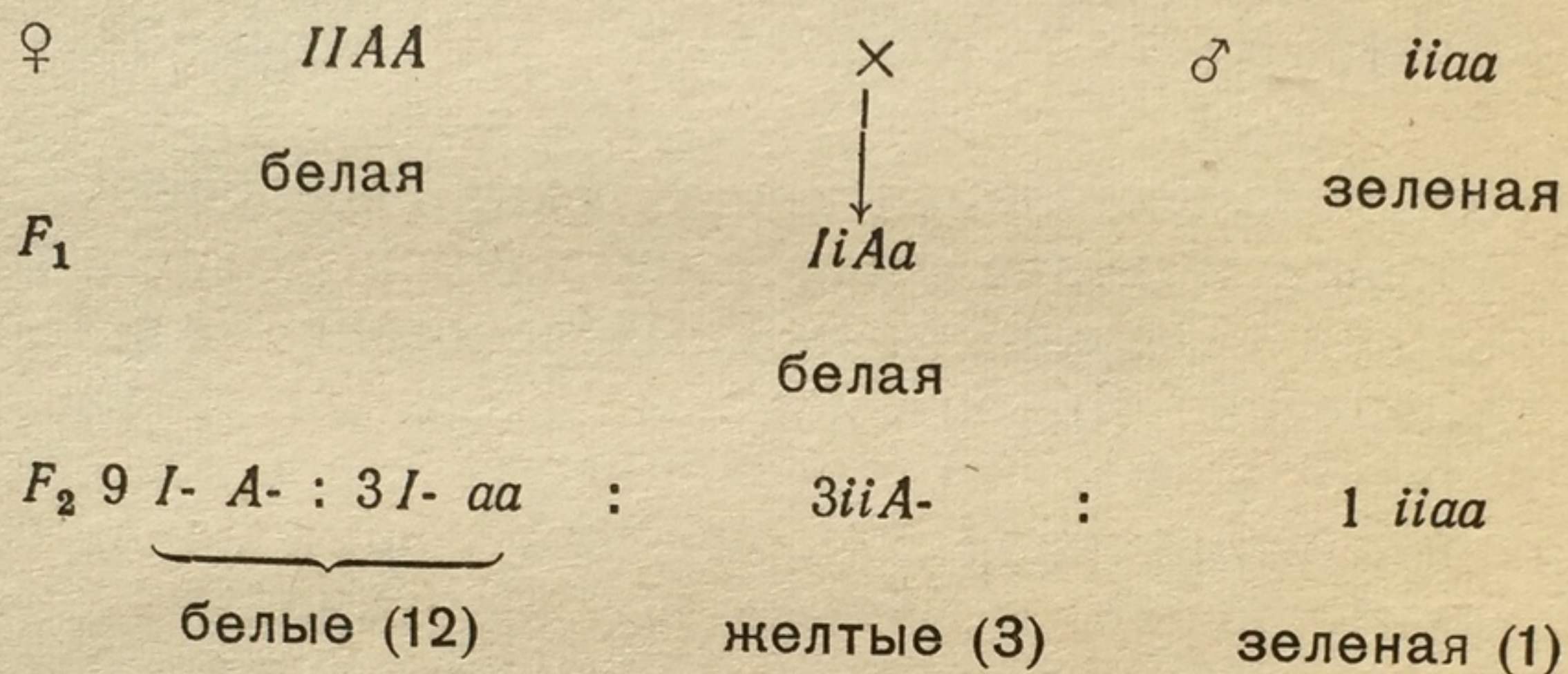
В другом типе взаимодействия — эпистазе происходит подавление действия одного гена другим, ему не аллеломорфным ( $A > B$ )



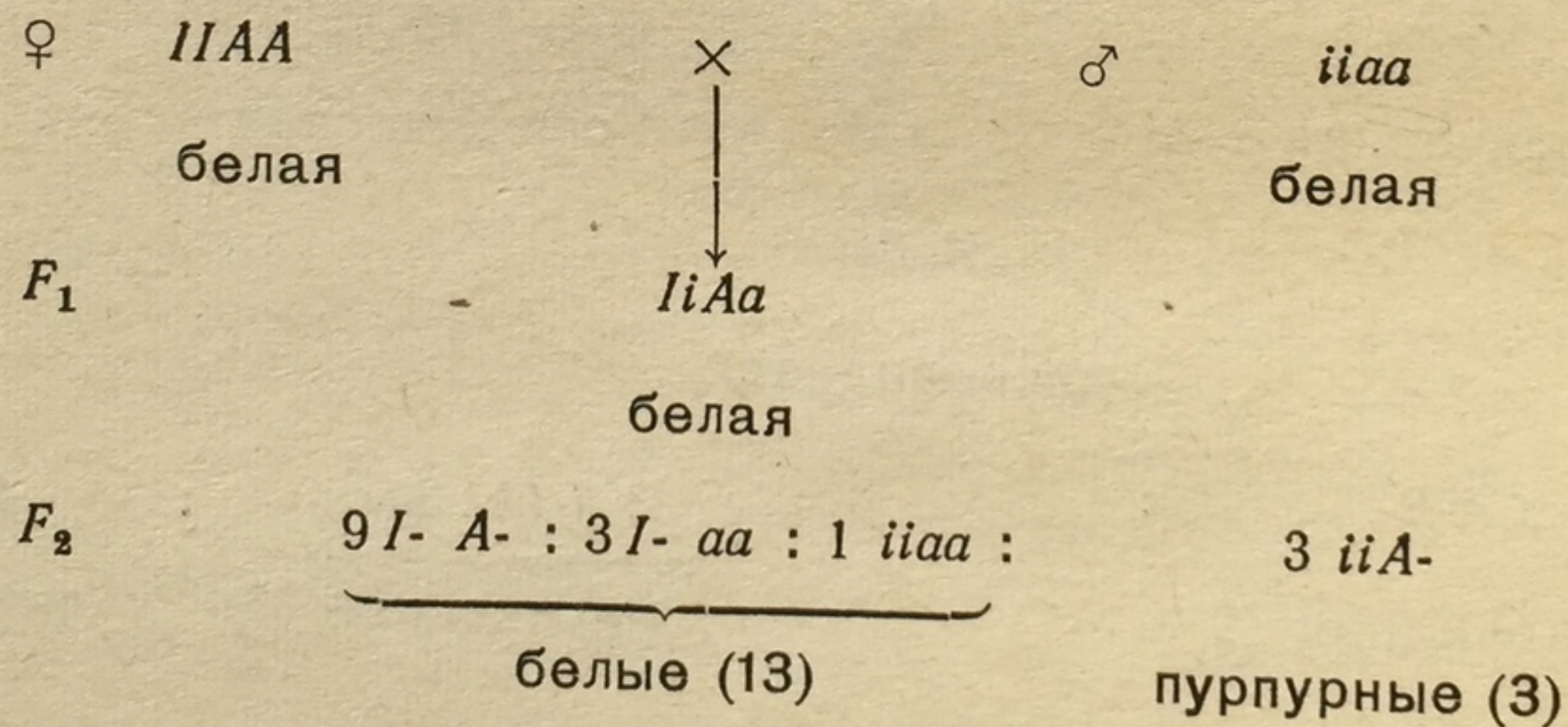
или  $A > b$ ). Гены-подавители называются ингибиторами. В случае доминантного эпистаза ингибитор доминантный, а при рецессивном эпистазе ингибитор рецессивный. Явление комплементарности также можно рассматривать как рецессивный эпистаз. Действительно, в уже разобранном примере с окраской венчика у льна рецессивная аллель  $a$  не позволяет проявиться ни голубой, ни розовой окраске ( $a > B$  и  $a > b$ ), т. е. подавляет их.

В случае доминантного эпистаза могут быть два типа расщепления в  $F_2$ —  $12:3:1$  и  $13:3$ .

Например, у тыквы (*Cucurbita pepo*) окраска плода может быть желтой ( $A$ ) и зеленой ( $a$ ). Эта окраска может подавляться доминантным ингибитором ( $I$ ), в результате чего плоды получают белые.



В том случае, если рецессивная подавляемая аллель имеет тот же фенотипический эффект, что и доминантный ингибитор ( $I = a$ ), расщепление в  $F_2$  будет  $13:3$ . Например, у кукурузы (*Zea mays*) окраска зерна может быть пурпурная ( $A$ ) и белая ( $a$ ), причем пигмент может подавляться доминантным ингибитором  $I$ .



Есть еще один тип взаимодействия генов—полимерия, или однозначное действие генов. Чтобы подчеркнуть однозначность, одинаковость действия разных генов, их обозначают одними и теми же символами, добавляя лишь разные цифры— $A_1, A_2$  и т. п. В случае некумулятивной полимерии характер проявления признака не меняется в зависимости от числа доминантных генов в генотипе. Так, у кур (*Gallus domesticus*) оперенность ног определяется доминантными аллелями разных генов:  $A_1$  и  $A_2$ .



♀	$A_1A_1A_2A_2$	×	♂	$a_1a_1a_2a_2$
	оперенная			неоперенный
$F_1$		↓		
		$A_1a_1A_2a_2$		
		оперенные		
$F_2$	$9 A_1- A_2- : 3 A_1- a_2a_2 : 3 a_1a_1A_2- :$			$1 a_1a_1a_2a_2$
	оперенные (15)			неоперенный (1)

В  $F_2$  среди 15 гибридов с оперенными ногами есть и такие, которые имеют четыре доминантные аллели ( $A_1 A_1 A_2 A_2$ ), и три ( $A_1 A_1 A_2 a_2$ ), и две ( $A_1 a_1 A_2 a_2$ ), и одну ( $A_1 a_1 a_2 a_2$ ); характер оперенности ног в этих случаях один и тот же.

При кумулятивной полимерии степень выражения признака зависит от числа доминантных генов. По этому типу наследуются все количественные признаки — рост, масса, число колосков и т. п., т. е. признаки, которые можно измерить и подсчитать.

Так наследуется, например, окраска колосковой чешуи у овса (*Avena sativa*).

♀	$A_1A_1A_2A_2$		×	$a_1a_1a_2a_2$	
	черная		↓	белая	
$F_1$			$A_1a_1A_2a_2$		
			серая		
$F_2$	1 черная	4 темно-серых	6 серых	4 светло-серых	1 белая
	$A_1A_1A_2A_2$	2 $A_1a_1A_2A_2$	1 $A_1A_1a_2a_2$	2 $A_1a_1a_2a_2$	$a_1a_1a_2a_2$
		2 $A_1A_1A_2a_2$	1 $a_1a_1A_2A_2$	2 $a_1a_1A_2a_2$	
			4 $A_1a_1A_2a_2$		

Таким образом, в случае кумулятивной полимерии в  $F_2$  не выделяются резко отличающиеся друг от друга качественно различные классы, но наблюдаются постепенные переходы в выражении признака; накопление доминантных генов в генотипе ведет к «накоплению» того или иного свойства, как в случае с овсом — темного пигмента.

Все разобранные случаи взаимодействия генов (комплементарность, эпистаз и полимерия), как ясно из изложенного, являются видоизменением классической менделевской формулы дигибридного расщепления 9 : 3 : 3 : 1.

#### Цель занятия

Знакомство с комплементарным взаимодействием генов на примере наследования окраски глаз у дрозофилы.



## Материал

**Живые объекты:** на подгруппу из трех студентов — девять пробирок (в каждой пробирке только одна форма мух): исходных линий с красными, коричневыми и ярко-красными глазами; гибридов  $F_1$  от скрещивания красноглазых мух с мухами, имеющими ярко-красные глаза (1-е скрещивание); гибридов  $F_2$  первого скрещивания; гибридов  $F_1$  от скрещивания красноглазых мух с коричневоглазыми (2-е скрещивание); гибридов  $F_2$  второго скрещивания; гибридов  $F_1$  от скрещивания мух с коричневыми и ярко-красными глазами (3-е скрещивание); гибридов  $F_2$  третьего скрещивания.

## Оборудование

На каждого студента — набор для работы с дрозофилой (рис. 41).

## Выполнение работы

Студенты работают подгруппами, по три человека в каждой, в соответствии с тремя типами анализируемых скрещиваний.

**Анализ скрещивания мух с красными и ярко-красными глазами** (первое скрещивание). Первому студенту — ознакомиться с мухами исходных линий, убедиться, что они имеют красные и ярко-красные глаза; записать результаты в таблицу, составленную по типу таблицы 9. Проанализировать гибриды  $F_1$ , убедиться, что все они имеют красные глаза; установить доминирование красной окраски над ярко-красной. Записать результаты в таблицу.

Проанализировать гибриды  $F_2$ , разбить их на два фенотипических класса (мухи с красными и ярко-красными глазами), т. е. установить явление расщепления, подсчитать число мух в каждом классе; записать результаты в таблицу; провести статистическую обработку полученных всеми студентами результатов этого скрещивания методом  $\chi^2$  и доказать их соответствие расщеплению 3:1, т. е. убедиться, что данное скрещивание — моногибридное. Познакомиться с результатами скрещиваний ( $P$ ,  $F_1$  и  $F_2$ ) № 2 и 3 у своих товарищей по подгруппе и записать результаты в таблицу. Записать три схемы скрещивания по образцу приведенных в тексте (с. 64—65) и на рисунке 19.

**Анализ скрещивания мух с красными и коричневыми глазами** (второе скрещивание). Второму студенту — ознакомиться с мухами исходных линий; убедиться, что они имеют красные и коричневые глаза; записать результаты в таблицу, составленную по типу таблицы 9. Проанализировать гибриды  $F_1$ , убедиться, что все они имеют красные глаза, т. е. установить доминирование красной окраски над коричневой; записать результаты в таблицу. Проанализировать гибриды  $F_2$ , разбить их на два фенотипических класса (мухи с красными и коричневыми глазами), т. е. убедиться в наличии расщепления, подсчитать число мух в каждом классе; записать результаты



в таблицу. Провести статистическую обработку полученных всеми студентами результатов этого скрещивания методом  $\chi^2$  и доказать их соответствие расщеплению 3 : 1, т. е. убедиться, что данное скрещивание — моногибридное. Познакомиться с результатами скрещиваний ( $P$ ,  $F_1$  и  $F_2$ ) № 1 и 3 у своих товарищей по подгруппе, записать результаты в таблицу. Записать три схемы скрещиваний по образцу приведенных в тексте (с. 64—65) и на рисунке 19.

**Анализ скрещивания мух с ярко-красными и коричневыми глазами** (третье скрещивание). Третьему студенту — ознакомиться с мухами исходных линий, убедиться, что они имеют коричневые и ярко-красные глаза; записать результаты в таблицу, составленную по типу таблицы 9. Проанализировать гибриды  $F_1$ ; убедиться, что все они имеют красные глаза, т. е. установить факт новообразования; записать результаты в таблицу. Проанализировать гибриды  $F_2$ , разбить их на четыре фенотипических класса (мухи с коричневыми, ярко-красными, красными и белыми глазами), т. е. установить расщепление и появление еще одного новообразования: белой окраски глаз; подсчитать число мух в каждом классе, записать результаты в таблицу. Провести статистическую обработку полученных всеми студентами результатов этого скрещивания методом  $\chi^2$  и доказать их соответствие расщеплению 9 : 3 : 3 : 1, т. е. убедиться, что данное скрещивание — дигибридное. Познакомиться с результатами скрещиваний ( $P$ ,  $F_1$  и  $F_2$ ) № 1 и 2 у своих товарищей по подгруппе и записать их в таблицу. Записать три схемы скрещиваний по образцу приведенных в тексте (с. 64—65) и на рисунке 19.

### Вопросы и задачи

1. Какие будут  $F_1$  и  $F_2$  от скрещивания красноглазых мух с белоглазыми, выщепившимися в  $F_2$  скрещивания № 3?

2. Какие будут  $F_1$  и  $F_2$  от скрещивания мух с коричневыми глазами с белоглазыми, выщепившимися в  $F_2$  скрещивания № 3?

3. Какие будут  $F_1$  и  $F_2$  от скрещивания мух с яркими глазами с белоглазыми, выщепившимися в  $F_2$  скрещивания № 3?

4. Можно ли получить в  $F_2$  расщепление: 9 мух красноглазых к 3 яркоглазым, 3 коричневоглазым и 1 белоглазой от каких-либо других родителей, кроме тех, которые были взяты в разобранном на занятии скрещивании?

5. Приведите примеры определения одного признака несколькими генами.

6. Скрещиваются две линии норок бежевой и серой окрасок. У гибридов  $F_1$  коричневая окраска меха. В  $F_2$  наблюдается следующее расщепление: 14 серых, 46 коричневых, 5 кремовых и 16 бежевых норок. Как наследуются эти окраски? Какое может быть потомство от скрещивания гибридных коричневых норок с кремовыми?

7. Зеленозерный сорт ржи при скрещивании с белозерным дает в  $F_1$  зеленые семена, а в  $F_2$  — расщепление по окраске: 89 семян зеле-



Результаты количественного анализа наследования окраски глаз у дрозофилы (комплементарность)

72



ных, 28 желтых и 39 белых. Как наследуется окраска семени? Что получится, если скрестить гибриды  $F_1$  с гомозиготными желтозерными и белозерными растениями?

8. При скрещивании белых морских свинок с черными потомство получается серое, а в  $F_2$  на 9 серых — 3 черные и 4 белые. Можно ли точно такие же  $F_1$  и  $F_2$  получить от родителей с иной окраской шерсти? Каковы будут их генотипы и фенотипы?

9. При скрещивании черной нормальношерстной крольчихи с белым короткошерстным самцом в  $F_1$  все крольчата черные нормальношерстные, а в  $F_2$  получается следующее расщепление: 31 черный нормальношерстный, 9 голубых нормальношерстных, 13 белых нормальношерстных, 8 черных короткошерстных, 3 голубых короткошерстных и 4 белых короткошерстных. Определить генотипы родителей и характер наследования окраски и длины шерсти.

10. Две линии кукурузы, имеющие семена с неокрашенным алейроном, при скрещивании друг с другом дают в  $F_1$  семена с окрашенным алейроном, а в  $F_2$  получается расщепление: 9 окрашенных семян к 7 неокрашенным. Как выявить разные генотипы среди одинаковых фенотипов в  $F_2$ ? Для ответа на этот вопрос любое растение из  $F_2$  можно подвергать самоопылению или использовать одновременно его пыльцу для опыления любых других растений, в том числе и исходных линий.

11. При скрещивании черной курицы с белым петухом все цыплята черные. В анализирующем скрещивании получено 28 белых и 10 черных цыплят. Как наследуется окраска оперения? Каковы генотипы всех форм?

12. У душистого горошка два белоцветковых, но разных по происхождению растения при скрещивании дали в  $F_1$  пурпурноцветковые гибриды. В  $F_2$  на 9 растений с пурпурными цветками — 7 с белыми. Как получить генотип, который будет служить анализатором для любого другого генотипа, встречающегося в этом скрещивании?

13. При скрещивании двух сортов левкоя, один из которых имеет махровые красные цветки, а второй — махровые белые, в  $F_1$  все гибриды имеют простые красные цветки, а в  $F_2$  наблюдается расщепление: 68 растений с махровыми белыми цветками, 275 — с простыми красными, 86 — с простыми белыми и 213 — с махровыми красными цветками. Как наследуются окраска и форма цветка?

14. Скрещиваются два сорта земляники — безусая с красной ягодой и безусая с белой ягодой.

$F_1$  — все растения усатые с красной ягодой;  
 $F_2$  — 331 растение усатое с красной ягодой;  
98 растений усатых с белой ягодой;  
235 растений безусых с красной ягодой;  
88 растений безусых с белой ягодой.

Определить генотипы исходных сортов и характер наследования окраски ягоды и усатости.

15. При скрещивании двух сортов тыквы, имеющих белые и зеленые плоды,  $F_1$  также белоплодное, а в  $F_2$  получается следующее



расщепление: 12 белоплодных к 3 желтоплодным и 1 с зелеными плодами. Определите характер наследования окраски и генотипы всех форм. Как называется такой тип наследования?

16. В следующих скрещиваниях тыкв, различающихся по окраске плодов, определить генотипы родителей и потомков.

а) белоплодное  $\times$  желтоплодное; в потомстве 78 растений с белыми плодами, 61 с желтыми и 19 с зелеными; б) белоплодное  $\times$  зеленоплодное; в потомстве 145 растений с белыми плодами, 72 с желтыми и 66 с зелеными; в) белоплодное  $\times$  белоплодное; в потомстве 851 растение с белыми плодами, 218 с желтыми и 68 с зелеными.

17. При скрещивании двух белозерных растений кукурузы  $F_1$  тоже белозерное, а в  $F_2$  получено 138 белых семян и 39 пурпурных. К какому типу наследования относится этот случай? Определите генотипы всех форм. Какое будет потомство в обоих  $F_2$ ?

18. При скрещивании двух пород кур, из которых одна имела белое оперение и хохол, а вторая также белая, но без хохла, в  $F_1$  все цыплята оказались белыми хохлатыми. В  $F_2$  получено следующее расщепление: 39 белых хохлатых, 4 рыжих без хохла, 12 белых без хохла и 9 рыжих хохлатых. Объясните, как наследуются анализируемые признаки?

19. Скрещиваются два сорта льна, один из которых имеет розовую окраску цветка и нормальные лепестки, а другой — белую окраску и нормальные лепестки. В  $F_1$  окраска цветка розовая, лепестки нормальные. В  $F_2$  расщепление: 40 розовых нормальных, 8 розовых гофрированных, 4 белых гофрированных и 14 белых нормальных. Как наследуются окраска цветка и тип венчика?

20. У кур  $C$  и  $O$  — доминантные гены окрашенности оперения,  $I$  — доминантный ингибитор окраски. Генотипы пород следующие: белый леггорн —  $COI$ , белый виандот —  $cOi$ , белая шелковистая —  $CoI$ . Каковы будут  $F_1$  и  $F_2$  от всевозможных скрещиваний между этими породами?

21. У пастушьей сумки может быть треугольный и округлый стручок. При скрещивании любой гомозиготной формы с треугольным стручком с растением, имеющим округлый стручок, в  $F_1$  всегда треугольные стручки. Определите генотипы растений в скрещиваниях, дающих следующее расщепление в  $F_2$ : а) 15 растений с треугольными стручками, 1 с округлыми; б) 3 растения с треугольными стручками, 1 с округлыми.

22. Уши кроликов породы баран 30 см длины, у других пород 10 см. Предположим, что различия в длине ушей зависят от двух пар генов с однозначным действием. Генотип баранов —  $L_1L_1L_2L_2$ , обычных кроликов —  $l_1l_1l_2l_2$ . Определите длину ушей кроликов  $F_1$  и всех возможных генотипов в  $F_2$ .

23. Овцы одной породы имеют длину шерсти в среднем 40 см, а другой — 10 см. Предположим, что различия между этими породами зависят от трех пар генов с однозначным действием. Каковы будут  $F_1$  и  $F_2$ ?



24. У человека врожденная глухота может определяться генами  $d$  и  $e$ . Для нормального слуха необходимо наличие в генотипе обеих доминантных аллелей ( $DE$ ). Определите генотипы родителей в следующих двух семьях: а) оба родителя глухи, а их 7 детей имеют нормальный слух; б) у глухих родителей 4 глухих ребенка.

25. В браке двух нормальных людей появился глухонемой ребенок альбинос. Объясните, почему это могло произойти, и напишите генотипы родителей и ребенка.

26. Цвет кожи человека определяется взаимодействием нескольких пар генов по типу кумулятивной полимерии, т. е. цвет кожи темнее, чем больше доминантных генов в генотипе. Потомка негра и белого называют мулатом. Если негритянка ( $A_1A_1A_2A_2$ ) и белый мужчина ( $a_1a_1a_2a_2$ ) имеют детей, то в какой пропорции можно ожидать появления детей полных негров, мулатов и белых?

27. Если два мулата ( $A_1a_1A_2a_2$ ) имеют детей, то можно ли ожидать среди них полных негров? белых? мулатов? Какую долю составят дети каждого типа?

28. Можно ли ожидать у супругов негров детей более светлых, чем они сами?

29. Можно ли ожидать от белых родителей детей более темных, чем они сами?

30. Могут ли два светлокожих негра иметь детей более темных, чем они сами? или более светлых? Почему?

31. Чья кожа темнее:  $A_1A_1a_2a_2$ ,  $A_1a_1A_2a_2$ ,  $a_1a_1A_2A_2$ ?

## ЗАНЯТИЕ 7

Тема.

Наследование признаков, сцепленных с полом.

У всех животных и двудомных растений наблюдается примерно равное количество организмов мужского и женского пола, т. е. соотношение полов равно 1 : 1.

Это соотношение похоже на расщепление в моногибридном анализирующем скрещивании, когда одна из скрещивающихся форм является гетерозиготной ( $Aa$ ), а вторая — гомозиготной по рецессивным аллелям ( $aa$ ). Было сделано предположение, что один из полов является гомозиготным (например, женский), а другой — гетерозиготным (мужской), или наоборот.

Цитологические исследования показали, что у животных особи мужского и женского пола различаются по хромосомным наборам. Например, у самки дрозофилы все хромосомы парные, а у самцов две хромосомы из восьми различаются (гетероморфные), причем одна хромосома из этих двух такая же, как у самки, а другая присутствует только самцу.

Хромосомы, по которым различаются организмы мужского и женского пола, называются половыми хромосомами. Те из них, которые одинаковы у особей мужского и женского пола и являются парными у одного из полов, получили название X-хромосом. Непарная половая хромосома, имеющаяся у организмов одного пола и



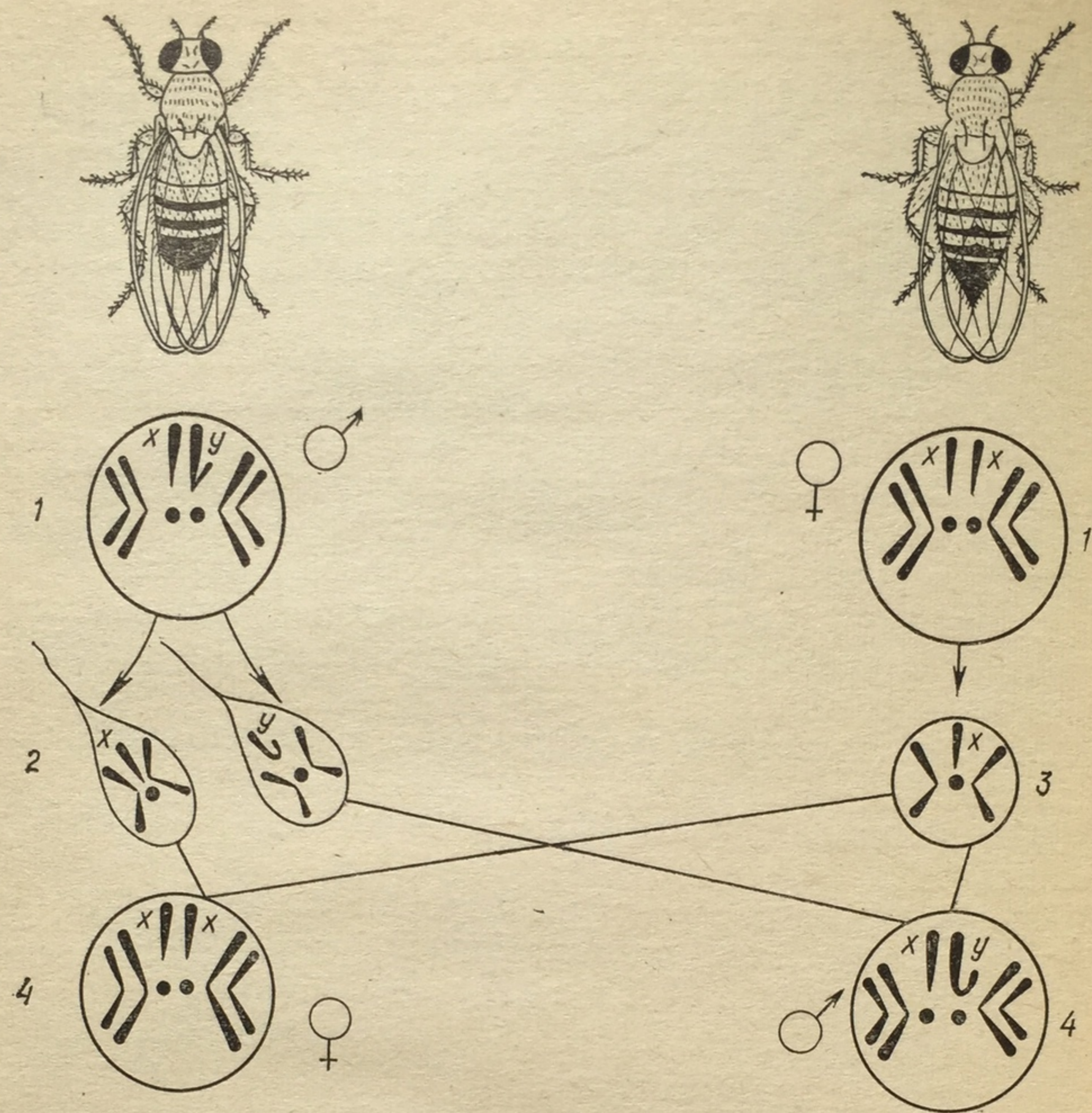


Рис. 20. Определение пола у дрозофилы.  
Хромосомные наборы: 1 — соматических клеток; 2 — сперматозоидов; 3 — яйцеклеток; 4 — потомства.

отсутствующая у другого, была названа Y-хромосомой. Те хромосомы, по которым мужской и женский пол не различаются, называются аутосомами.

Следовательно, у любого вида особи обоих полов имеют одинаковые аутосомы и одну из X-хромосом. Различаются же они тем, что у одного пола имеются две X-хромосомы, а у другого — X- и Y-хромосомы.

Так, у дрозофилы самки и самцы имеют по шести аутосом. В дополнение к ним у самки две X-хромосомы (XX), а у самца одна X- и одна Y-хромосома (XY).

Гаметы самки в отношении половых хромосом одинаковые, так как в результате мейотического деления каждая яйцеклетка получает одну X-хромосому из двух.

Самец же будет производить гаметы двух типов: с X- и Y-хромосомой. Такие сперматозоиды образуются в равных количествах в соответствии с механизмом мейоза. Хромосомный механизм определения пола у дрозофилы изображен на рисунке 20.



Пол, образующий одинаковые гаметы в отношении половых хромосом, называется гомогаметным, а тот, который производит гаметы двух сортов — гетерогаметным.

Гомогаметный женский пол — XX и гетерогаметный мужской — XY, кроме двукрылых насекомых (дрозофила), имеют млекопитающие (в том числе человек), некоторые рыбы, а из растений — дрема (*Melandrium*) и т. д. У птиц, чешуекрылых насекомых (шелкопряд), некоторых рыб и др., наоборот, женский пол гетерогаметный, а мужской гомогаметный. Яйцеклетки таких животных двух типов: с X- и Y-хромосомами, а сперматозоиды все одинаковые: с X-хромосомой. В последнем случае X-хромосому иногда называют Z, а Y-хромосому — W.

В том случае, когда гены находятся в аутосомах, реципрокные скрещивания дают одинаковые результаты, так как аутосомы у обоих полов одинаковые. Если же гены находятся в половых хромосомах, то наследование признаков, определяемое этими генами, будет зависеть от поведения половых хромосом в мейозе при образовании гамет и от особенностей этих хромосом. Оказалось, что у многих организмов Y-хромосома в отличие от X-хромосомы наследственно инертна, так как не содержит генов. Поэтому гены, находящиеся в X-хромосоме, аллелей в Y-хромосоме, как правило, не имеют. В результате даже рецессивные гены, находясь в X-хромосоме и не имея аллели в Y-хромосоме, проявляются так, как это обычно бывает только у гомозиготы.

Признаки, определяемые генами, находящимися в X-хромосомах, называются признаками, сцепленными с полом. Наследование таких признаков было открыто и изучено на дрозофиле Т. Морганом.

Рассмотрим наследование признаков, сцепленных с полом, на примере наследования красной и белой окраски глаз у дрозофилы. Обозначим, как это принято в генетике дрозофилы, аллель дикой красной окраски символом  $w^+$ , белой —  $w$  (white — белый).

При скрещивании красноглазой самки с белоглазым самцом в  $F_1$  все мухи красноглазые (рис. 21). Следовательно, аллель красной окраски глаз доминантен, белой — рецессивна. В  $F_2$  происходит расщепление в отношении 3 красноглазых к 1 белоглазой мухе, однако самки все красноглазые, среди самцов половина красноглазых, а половина белоглазых. Чем же можно объяснить такое отклонение от менделевского наследования?

Так как исходная самка имеет две X-хромосомы и является гомозиготной по доминантной аллели красной окраски глаз ( $w^+w^+$ ), она каждому из своих потомков передает вместе с одной из X-хромосом эту аллель. Благодаря этому и самки, и самцы в  $F_1$  красноглазые. Исходный самец имеет половые хромосомы XY и только одну рецессивную аллель белой окраски глаз ( $w$ ). Такое состояние гена в отличие от гетеро- и гомозиготного носит название гемизиготного, а генотип называется также гемизиготным или гемизиготой. Гемизиготный самец свою X-хромосому с аллелью  $w$  передает



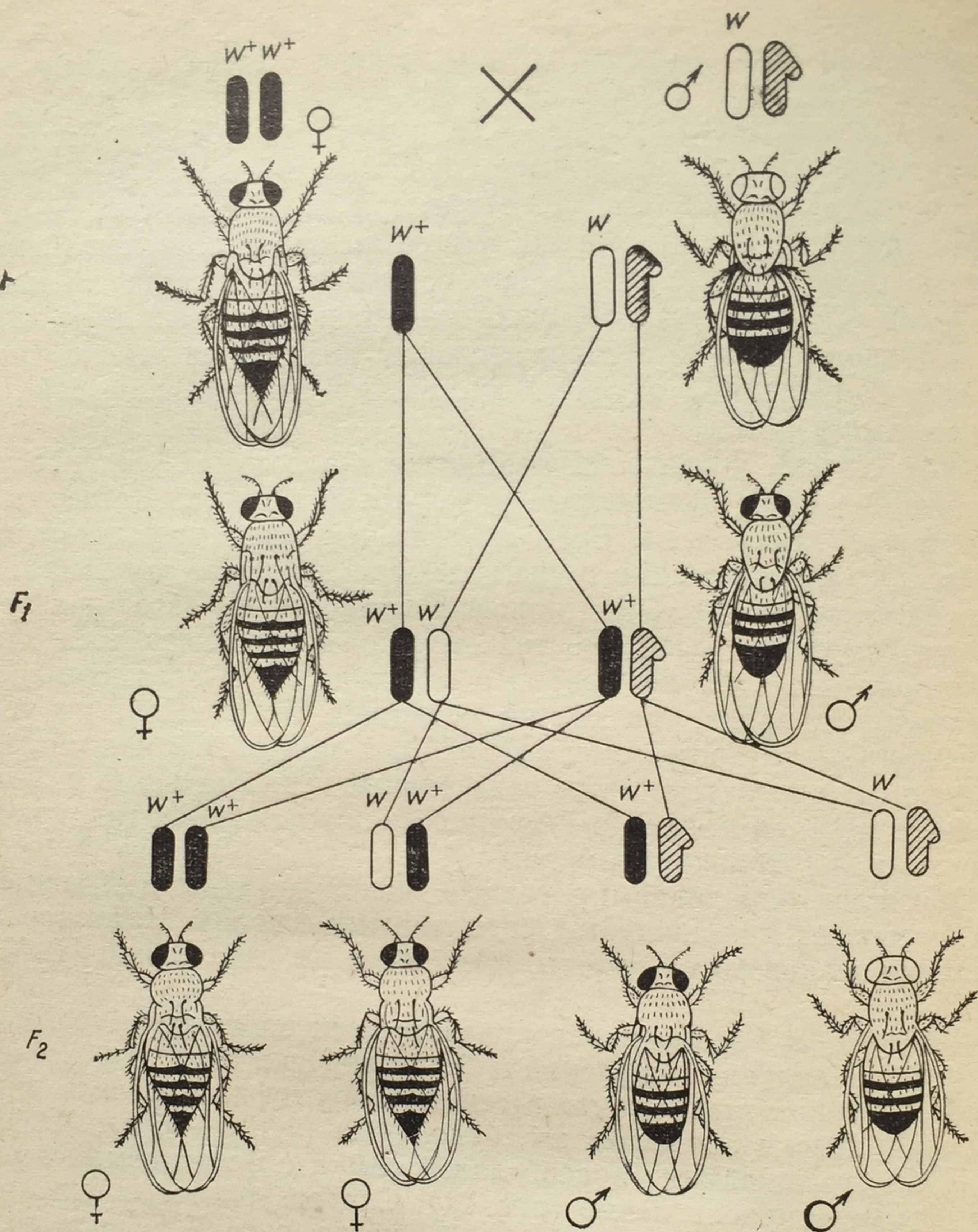


Рис. 21. Наследование признаков, сцепленных с полом (окраска глаз) у дрозофилы. Прямое скрещивание.  
 Гены окраски:  $w^+$  — красной,  $w$  — белой.

дочерям, которые являются, таким образом, гетерозиготными ( $w^+w$ ) и красноглазыми, а «пустую» Y-хромосому — сыновьям, являющимся гемизиготными по доминантной аллели  $w^+$ , в силу чего они также имеют красную окраску глаз.

В  $F_2$  половина самок получают от отца и матери — гибридов  $F_1$  — по одной X-хромосоме с доминантной аллелью  $w^+$  и являются гомозиготными ( $w^+w^+$ ). Вторая половина самок гетерозиготна ( $w^+w$ ), так как получает X-хромосомы от отца с аллелью  $w^+$ , а от матери — с  $w$ . Те и другие самки, естественно, красноглазые. Что ка-



сается самцов  $F_2$ , то половина из них гемизиготны по аллели  $w^+$  и являются красноглазыми, а вторая половина — по аллели  $w$  (белоглазые). Обе аллели получены от гетерозиготной самки  $F_1$ .

Вот почему в  $F_2$  этого скрещивания наблюдается отклонение от второго закона Менделя, которое можно не заметить, если проводить анализ  $F_2$  без учета пола мух, но вскрывающееся, если проводить одновременный анализ и окраски глаз, и пола мух (2 красноглазые самки: 1 красноглазый самец: 1 белоглазый самец).

Рассмотрим обратное скрещивание (рис. 22). Белоглазая самка и красноглазый самец дают расщепление 1 : 1 уже в первом поколении. От матери белая окраска глаз передается сыновьям, а от отца красная окраска глаз — дочерям. Причина такого наследования от матери к сыновьям, а от отца к дочерям, которое называется крисс-кросс или крест-накрест наследованием, состоит в различии половых хромосом самки и самца. Белоглазая мать передает вместе с X-хромосомой аллель белой окраски глаз  $w$  сыновьям. Так как эти сыновья получают от отца «пустую» Y-хромосому, то они являются гемизиготными и проявляют рецессивную белую окраску глаз. Дочери  $F_1$  ( $w^+w$ ) красноглазые, так как, кроме X-хромосомы с аллелью  $w$ , полученной от матери, они имеют вторую X-хромосому с доминантной аллелью  $w^+$ , пришедшей от отца. Таким образом, здесь четко прослеживается связь наследования признаков окраски глаз и пола мух с наследованием половых хромосом.

В  $F_2$ , как и в  $F_1$ , наблюдается расщепление 1 : 1, причем и среди самок, и среди самцов половина мух красноглазых и половина белоглазых. Если обратить внимание на генотипы гибридов  $F_1$ , то можно прийти к выводу, что скрещивание их между собой является, по существу, анализирующим скрещиванием. Действительно, гетерозиготная самка скрещивается с гемизиготным самцом. Этот самец и является генетическим анализатором, так как он образует гаметы или с X-хромосомой, несущей рецессивную аллель  $w$  (ее получают самки  $F_2$ ), или с «пустой» Y-хромосомой (она попадает самцам  $F_2$ ). А так как гетерозиготная самка  $F_1$  дает половину гамет с аллелью  $w^+$ , а половину с  $w$ , то среди гибридов  $F_2$  обоего пола и наблюдается расщепление 1 : 1.

Таким образом, в случае сцепленного с полом наследования признаки ведут себя в соответствии с поведением половых хромосом при образовании гамет и сочетанием этих гамет в процессе оплодотворения. Поэтому наследование признаков, сцепленных с полом, служит доказательством того, что гены, определяющие эти признаки, находятся в половых хромосомах, или, обобщая, хромосомы являются носителями генов.

### Цель занятия

Знакомство с основными закономерностями наследования признаков, сцепленных с полом: различия реципрокных скрещиваний в  $F_1$  и  $F_2$ , крисс-кросс наследование.



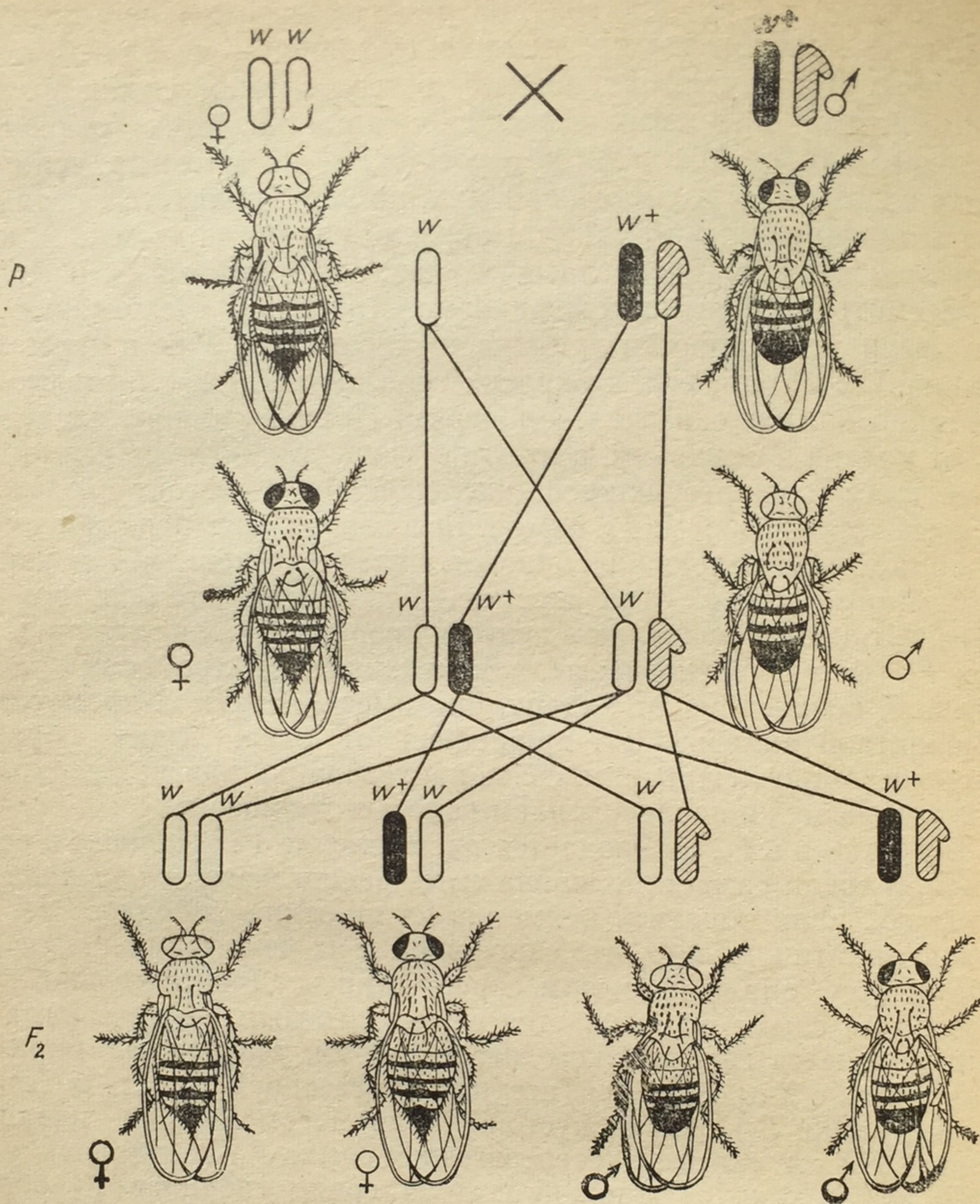


Рис. 22. Наследование признаков, сцепленных с полом (окраска глаз) у дрозофилы. Обратное скрещивание. Обозначения генов те же, что на рис. 21.

### Материал.

Живые объекты: на подгруппу из двух студентов — шесть пробирок, по одной пробирке с мухами: исходных линий (с красными и белыми глазами); гибридов  $F_1$  прямого скрещивания: ♀ красноглазая  $\times$  ♂ белоглазый; гибридов  $F_2$  прямого скрещивания; гибридов  $F_1$  обратного скрещивания: ♀ белоглазая  $\times$  ♂ красноглазый; гибридов  $F_2$  обратного скрещивания.

Оборудовано  
На каж  
(рис. 41).

Выполне

Студент  
соответстви

Анализ

миться с му

ской линии

Проанал

красные гла

нирование к

(внешний ви

ние приведе

сать результ

полученного

вании метод

нию 1:1.

Проанал

ческих класс

зых мух раз

а среди сам

тать число м

в таблицу. П

студентами

их соответст

зий: 1 ♂ бел

Познаком

$F_2$ ) у своего

лицу, включа

Записать

Рис. 23. Внешни  
lanogaster:  
слева — самка, с  
в Зак. 1073



## Оборудование

На каждого студента — набор для работы с дрозофилой (рис. 41).

## Выполнение работы

Студенты работают подгруппами, по два человека в каждой, в соответствии с двумя типами скрещиваний.

**Анализ прямого скрещивания.** Первому студенту — познакомиться с мухами исходных линий; убедиться, что у мух материнской линии глаза красные, а у отцовской — белые.

Проанализировать гибриды  $F_1$ : убедиться, что все мухи имеют красные глаза, т. е. установить единообразие гибридов  $F_1$  и доминирование красной окраски глаз над белой; разделить мух по полу (внешний вид самки и самца изображен на рисунке 23, их описание приведено на с. 166) и подсчитать число самок и самцов; вписать результаты в таблицу 10. Провести статистическую обработку полученного всеми студентами расщепления по полу в этом скрещивании методом  $\chi^2$  и доказать его соответствие ожидаемому отношению 1 : 1.

Проанализировать гибриды  $F_2$ : разделить мух на два фенотипических класса — мухи с красными и белыми глазами, а красноглазых мух разбить по полу; убедиться, что все самки красноглазые, а среди самцов встречаются и красноглазые, и белоглазые. Подсчитать число мух в каждом классе; записать результаты скрещивания в таблицу. Провести статистическую обработку полученных всеми студентами результатов этого скрещивания методом  $\chi^2$  и доказать их соответствие расщеплению 2 ♀ красноглазых: 1 ♂ красноглазый: 1 ♂ белоглазый.

Познакомиться с результатами обратного скрещивания ( $P$ ,  $F_1$  и  $F_2$ ) у своего товарища по подгруппе и записать результаты в таблицу, включая и статистическую обработку материала.

Записать две схемы скрещиваний по образцу приведенных в тек-

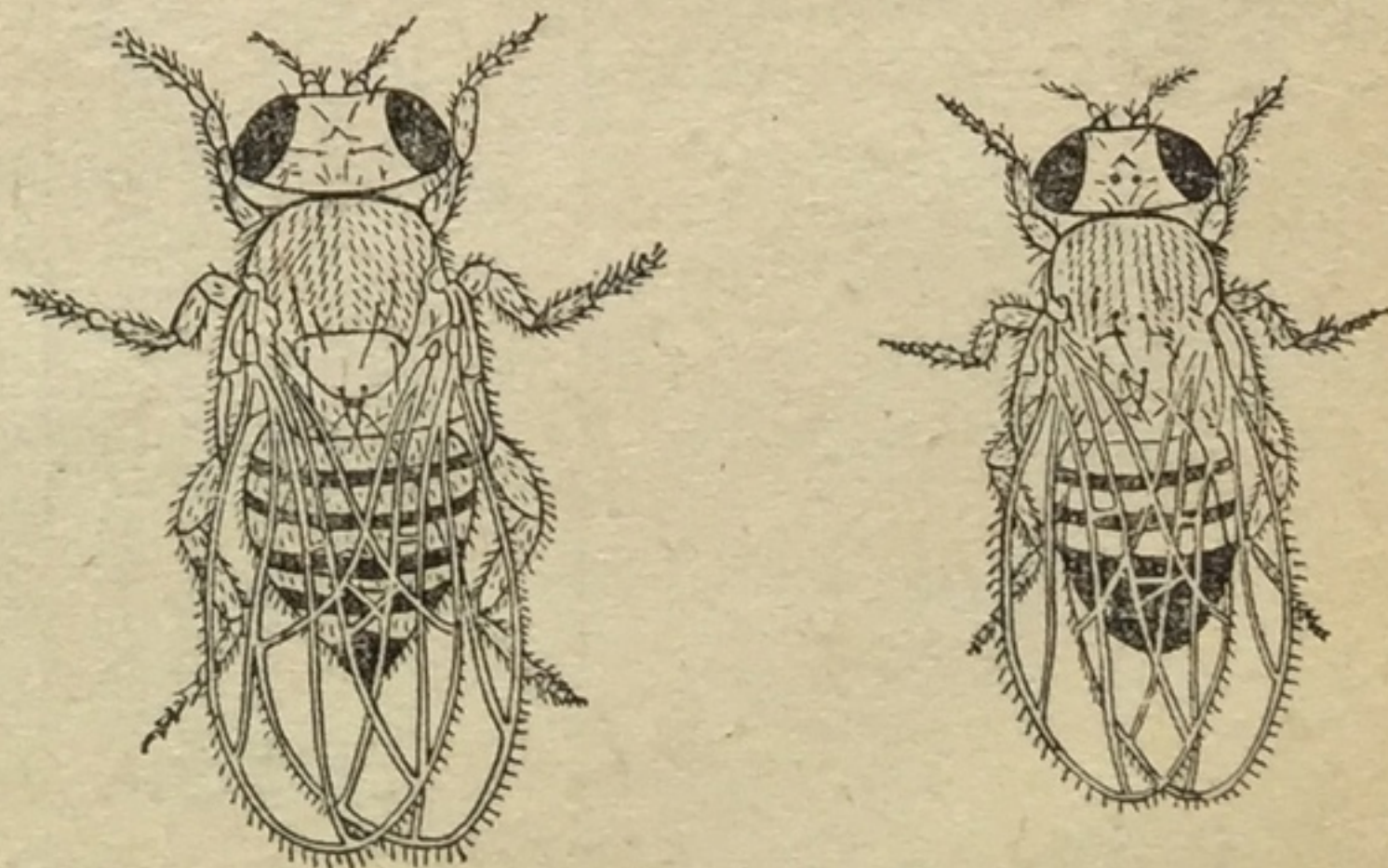


Рис. 23. Внешний вид *Drosophila melanogaster*:  
слева — самка, справа — самец.



Таблица 10

Результаты количественного анализа наследования окраски глаз у дрозофилы (наследование признаков, сцепленных с полом)

признаков, сцепленных с полом)										
	Прямое скрещивание: ♀ красноглазая × ♂ белоглазый					Обратное скрещивание: ♀ белоглазая × ♂ красноглазый				
	Число мух в F <sub>1</sub> и F <sub>2</sub>									
	красноглазых		белоглазых			красноглазых		белоглазых		
	самок	самцов	самок	самцов	всего	самок	самцов	самок	самцов	всего
F <sub>1</sub>										
Данные, полученные студентом . . . . .	48	44	0	0	92	55	0	0	47	102
Фактическое расщепление — данные, полученные всеми студентами группы (p) . .	256	226	0	0	482	215	0	0	183	398
Ожидаемое отношение . . . . .	1	1	0	0	2	1	0	0	1	2
Теоретически ожидаемое расщепление (q)	241	241	0	0	482	199	0	0	199	398
Отклонение (d) . . . . .	+15	—15				+16			—16	
d <sup>2</sup> . . . . .	225	225				256			256	
$\chi^2 = \sum \frac{d^2}{q} = 0,93 + 0,93 = 1,86;$					$1,29 + 1,29 = 2,58;$					
n' = 1; P > 0,05					n' = 1; P > 0,05					
F <sub>2</sub>										
Данные, полученные студентом . . . . .	56	28	0	20	104	31	28	29	24	112
Фактическое расщепление — данные, полученные всеми студентами группы (p) .	312	163	0	129	604	130	151	160	127	568
Ожидаемое отношение . . . . .	2	1	0	1	4	1	1	1	1	4
Теоретически ожидаемое расщепление (q)	302	151	0	151	604	142	142	142	142	568
Отклонение (d) . . . . .	+10	+12		—22		—12	+9	+18	—15	
d <sup>2</sup> . . . . .	100	144		484		144	81	324	225	
$\chi^2 = \sum \frac{d^2}{q} = 0,33 + 0,95 + 3,21 = 4,49;$					$1,01 + 0,57 + 2,28 + 1,58 = 5,44;$					
n' = 2; P > 0,05.					n' = 3; P > 0,05.					

Анализ обр  
миться с муха  
ской линии гла  
Пронализир  
ских класса—с  
ноглазые мух  
факт крис-кро  
мок и белогла  
табл. 10); про  
студентами ре  
их соответств  
♂ белоглазый.  
Пронализир  
окраски — по  
белоглазых му  
статистическ  
тов этого расщ  
даемому скре  
белоглазому расщ  
F<sub>2</sub> Позная: 1  
лину, включая  
3, включая то  
Записывать

(Вторую схему

F<sub>2</sub> ♀

замены

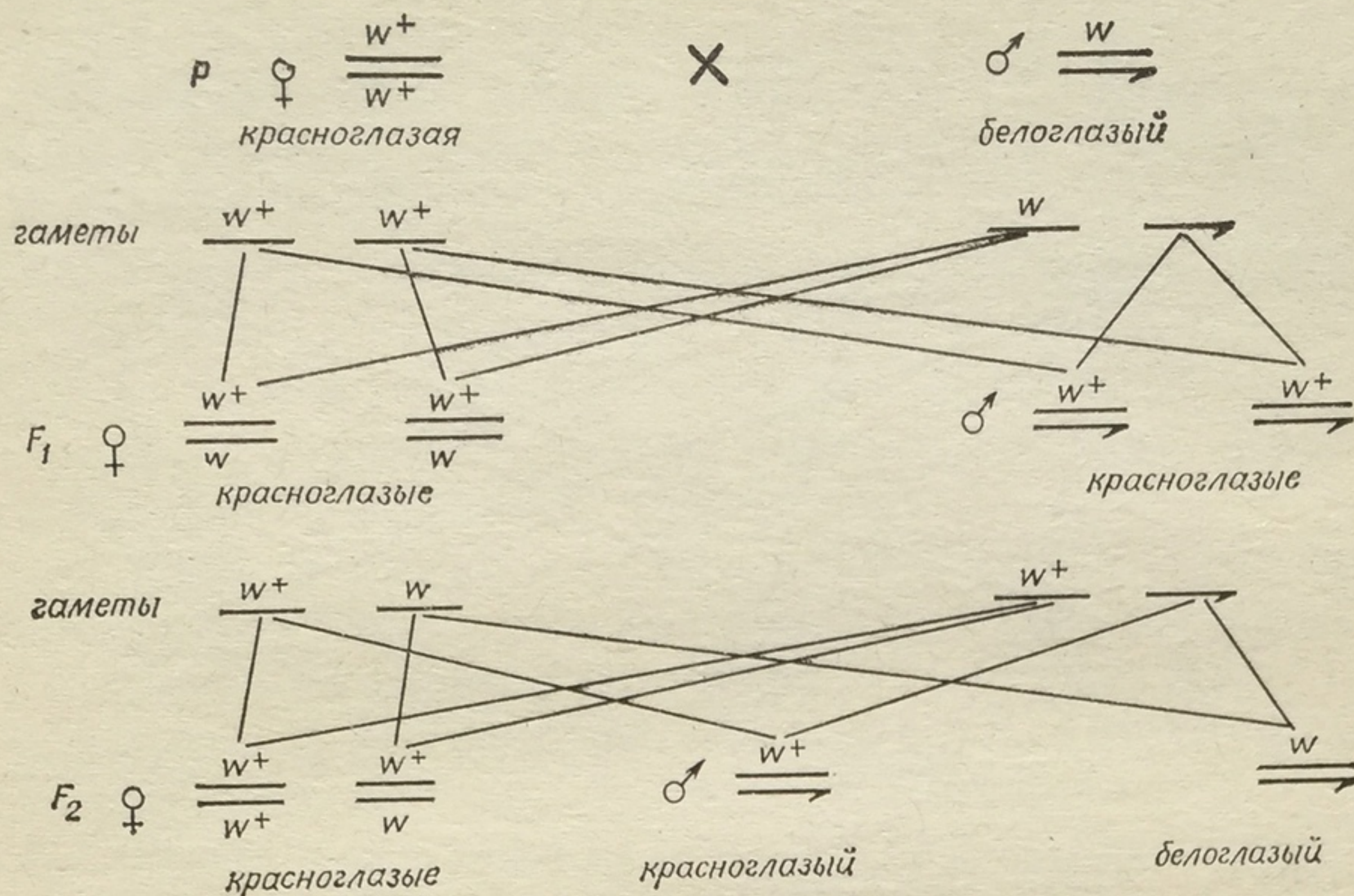
F<sub>1</sub> ♀

замены

сте рисунков 21  
саннем, наприме



сте рисунков 21 и 22, заменив изображение мухи ее словесным описанием, например:



(Вторую схему см. на с. 84).

**Анализ обратного скрещивания.** Второму студенту — ознакомиться с мухами исходных линий: убедиться, что у мух материнской линии глаза белые, а у отцовской — красные.

Проанализировать гибриды  $F_1$ ; разбить мух на два фенотипических класса — с красными и белыми глазами; убедиться, что все красноглазые мухи — самки, а белоглазые — самцы, т. е. установить факт крисс-кросс наследования; подсчитать число красноглазых самок и белоглазых самцов, вписать результаты в таблицу (см. табл. 10); провести статистическую обработку полученных всеми студентами результатов этого скрещивания методом  $\chi^2$  и доказать их соответствие ожидаемому расщеплению: 1 ♀ красноглазая: 1 ♂ белоглазый.

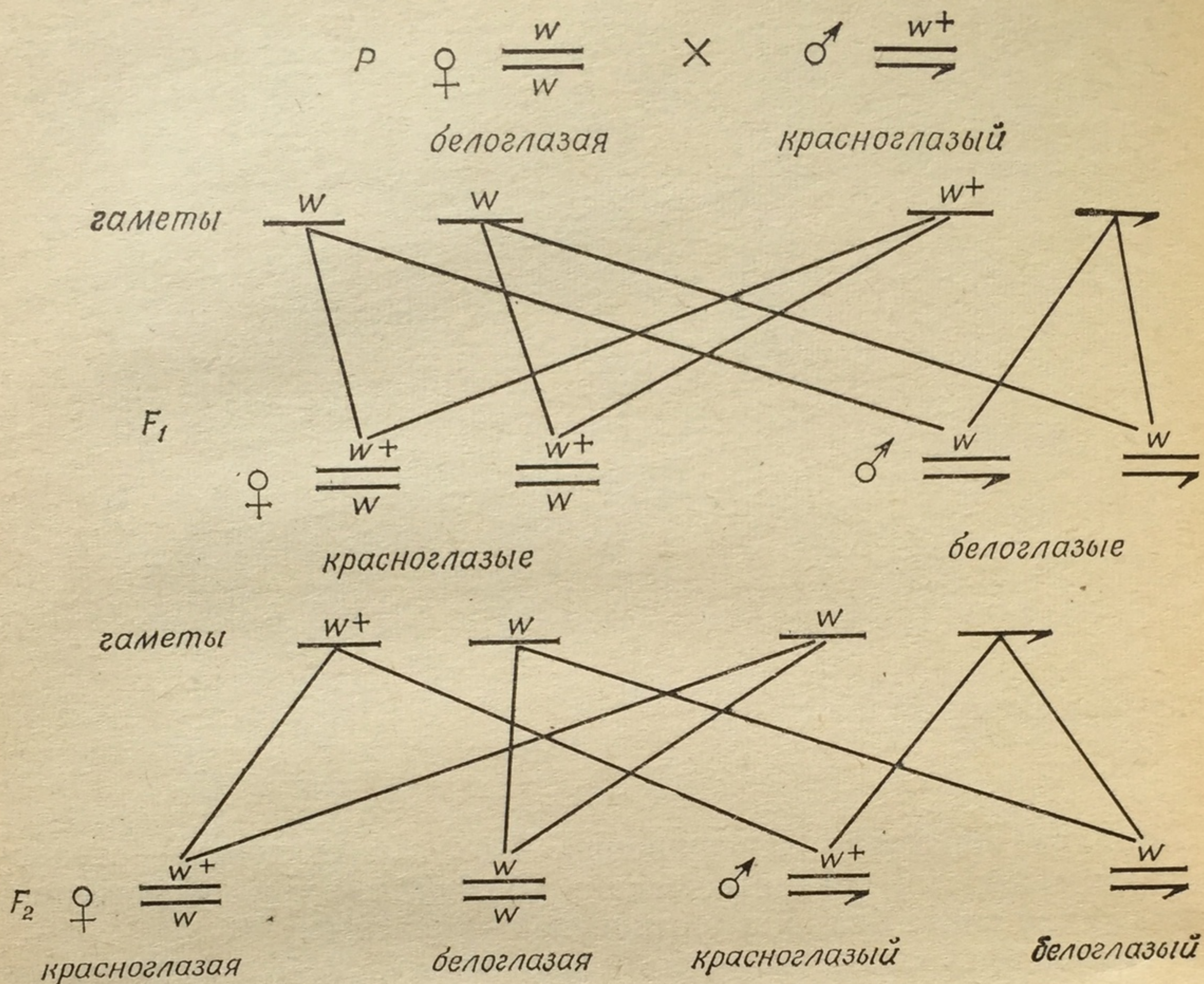
Проанализировать гибриды  $F_2$ : разбить мух на два фенотипических класса — мухи с красными и белыми глазами, а в пределах окраски — по полу. Убедиться, что и среди красноглазых, и среди белоглазых мух есть самки и самцы; подсчитать число мух в каждом классе. Записать результаты скрещивания в таблицу, провести статистическую обработку полученных всеми студентами результатов этого скрещивания методом  $\chi^2$  и доказать их соответствие ожидаемому расщеплению 1 ♀ красноглазая: 1 ♂ красноглазый: 1 ♀ белоглазая: 1 ♂ белоглазый.

Познакомиться с результатами прямого скрещивания ( $P$ ,  $F_1$  и  $F_2$ ) у своего товарища по подгруппе и записать результаты в таблицу, включая и статистическую обработку материала.

Записать две схемы скрещиваний по образцу приведенных в тек-



сте рисунков 21 и 22, заменив изображение мухи ее словесным описанием, например:



(Первую схему см. на с. 83).

### Вопросы и задачи

1. Проведите возвратные скрещивания гибридов  $F_1$  с родительскими формами в обоих проанализированных скрещиваниях. Какое получится потомство?

2. Скрещивается белоглазая серотелая самка дрозофилы с красноглазым чернотелым самцом. Каковы будут  $F_1$  и  $F_2$ ?

3. У дрозофилы длинные крылья определяются геном  $vg^+$ , короткие —  $vg$ ; желтое тело —  $y$ , серое —  $y^+$ . Желтотелого короткокрылого самца скрещивают с серотелой длиннокрылой самкой. В  $F_1$  все мухи серотелые и длиннокрылые. В  $F_2$  получено расщепление: 58 самок серотелых длиннокрылых и 21 серотелая короткокрылая, 29 самцов серотелых длиннокрылых, 11 серотелых короткокрылых, 9 желтотелых короткокрылых и 32 желтотелых длиннокрылых. Объясните полученные результаты.

4. Женское растение дрёмы, имеющее узкие листья, опыляют пылью мужского растения с нормальными листьями. В  $F_1$  жен-



ские растения имеют листья нормальные, а мужские — узкие. Какое получится потомство, если цветки женских растений  $F_1$  опылить пылью мужского растения, аналогичного отцовскому?

5. Пылью мужского растения дрёмы с зелеными листьями опыляют цветки женских растений с желто-зелеными листьями. В  $F_1$  женские растения имеют зеленые листья, а мужские — желто-зеленые. Какое будет  $F_2$ ?

6. У кошек желтая окраска шерсти определяется доминантным геном  $B$ , черная —  $b$ . Гетерозигота  $Bb$  имеет черепаховую окраску шерсти. Ген  $B$  сцеплен с полом. Какие могут быть котята, если кот черный, а кошка желтая? Если кот черный, а кошка черепаховая? Может ли кот иметь черепаховую окраску?

7. У кур полосатая окраска оперения определяется доминантным сцепленным с полом геном  $B$ , черная —  $b$ ; темная окраска кожи зависит от аутосомного гена  $S$ , белая —  $s$ ; розовидный гребень —  $R$ , листовидный —  $r$ . Аутосомный ген  $C$  в гетерозиготном состоянии ( $Cc$ ) обуславливает коротконогость, а в гомозиготном ( $CC$ ) имеет летальный эффект, рецессивная гомозигота ( $cc$ ) имеет нормальную длину ног.

а) Петух черный темнокожий с листовидным гребнем; курица полосатая белокожая с листовидным гребнем. Какие могут быть цыплята?

б) Черный темнокожий петух с розовидным гребнем скрещен с полосатой темнокожей курицей, имеющей листовидный гребень. Среди цыплят 6 полосатых темнокожих петушков, 2 полосатых белокожих петушка, 5 черных темнокожих курочек и 2 черные белокожие курочки. Все цыплята с розовидным гребнем. Каковы генотипы родителей?

в) Полосатый белокожий петух с листовидным гребнем и черная темнокожая курица с розовидным гребнем дали 18 цыплят — все полосатые темнокожие с розовидным гребнем. Попробуйте определить генотипы родителей.

г) Коротконогого полосатого петуха скрещивают с коротконогой черной курицей. Каковы будут  $F_1$  и  $F_2$ ?

д) Коротконогого гетерозиготного по полосатой окраске оперения петуха скрещивают с коротконогой черной курицей. Какое ожидается потомство?

е) От неизвестных курицы и петуха получены цыплята:  $\frac{1}{6}$  с нормальными ногами черных курочек,  $\frac{1}{6}$  с нормальными ногами полосатых петушков,  $\frac{1}{3}$  коротконогих черных курочек и  $\frac{1}{3}$  коротконогих полосатых петушков. Определите генотипы и фенотипы родителей.

8. У канареек сцепленный с полом ген  $B$  определяет зеленую окраску оперения,  $b$  — коричневую. Наличие хохолка зависит от аутосомного гена  $C$ , его отсутствие —  $c$ .

а) Зеленого хохлатого самца скрещивают с коричневой самкой без хохолка. Каковы будут  $F_1$ ,  $F_2$  и оба  $F_b$ ? Что получится в обратном скрещивании?



б) Зеленого самца без хохолка скрещивают с коричневой хохлатой самкой. Получено следующее потомство: 1 самец коричневый хохлатый, 1 коричневый без хохолка и 2 зеленые хохлатые самки. Каковы генотипы родителей?

в) Оба родителя зеленые хохлатые. Птенцов от них получено 2: зеленый хохлатый самец и коричневая без хохолка самка. Определите генотипы родителей.

9. Может ли быть мужчина гетерозиготным по признакам, сцепленным с полом? Объясните почему, напишите формулу генотипа.

10. Может ли признак, сцепленный с полом, передаваться от отца к сыну?

11. Гетерозиготного по тому или иному гену человека называют иногда носителем. Мужчина с цветной слепотой — дальтоник (признак сцеплен с полом) — женится на женщине — носителе цветной слепоты. Можно ли ожидать в этом браке нормального сына? Дочь с цветной слепотой?

12. Нормальная женщина, имеющая отца с цветной слепотой, выходит замуж за нормального мужчину. Можно ли ожидать, что их дети будут с цветной слепотой?

13. Если мужчина с цветной слепотой женится на нормальной женщине и они имеют двоих детей, причем сына с цветной слепотой, а дочь нормальную, что можно сказать о генотипе матери?

14. Нормальная женщина, отец которой был дальтоник, выходит замуж за нормального мужчину. Могут ли у нее быть дети дальтоники? То же, если муж дальтоник.

15. У мужа и жены нормальное зрение, а сын — дальтоник. Каковы генотипы родителей?

16. Нормальная женщина имеет брата дальтоника. Может ли у нее быть сын с цветной слепотой?

17. Если альбинизм определяется рецессивным аутосомным геном, а гемофилия — рецессивный сцепленный с полом признак, то могут ли быть мужчины гемофилики и альбиносы?

18. Напишите генотип здоровой женщины, если ее отец был гемофиликом, а мать — альбиносом.

19. Если женятся здоровые мужчина и женщина, то могут ли они иметь гемофилика сына? Написать генотипы родителей и сына.

20. Здоровый мужчина альбинос женится на здоровой женщине, чей отец был гемофилик, а мать — альбинос. Какие дети могут быть от этого брака и в какой пропорции?

21. У здоровых родителей трое детей. Один сын болен гемофилией и умирает в 14-летнем возрасте. Другой сын и две дочери здоровы. Какова вероятность заболевания у их детей?

22. Какую долю составят здоровые сыновья от брака альбиноса гемофилика мужчины и женщины — носителя обоих этих генов?

23. Отец и сын в нормальную свертываемость, что сын унаследовал? Определите (рис. 24).  
24. У человека (смерть в 10—20 лет) сцепленного с полом признака. Почему? Если то почему эта болезнь? 26. У кур известна тальным эффектом

Рис. 24. Родословная к задаче № 24.

шение полов в потомстве нормальной курицы.  
27. От пары мух вышло 141 самец. Как это объяснить?  
28. В некоторых видах тически инертной, а века в Y-хромосоме перепонки между веками будут дети и женщины, у которых 29. У человека с геморрагическим дефицитом гена находящимся в мужчине, какие будут дети (оба гомозиготны).  
30. У рыбы *Aplocheilichthys* рога метны — XY. У них аллели генов, кодирующие аллель, содержащую аллель, не бывают голубыми. В чем отличие этого с полом?



23. Отец и сын в семье гемофилии и кареглазые, а мать имеет нормальную свертываемость крови и голубоглазая, можно ли сказать, что сын унаследовал все признаки от отца?

24. Определите, как наследуется признак в приведенной родословной (рис. 24).

25. У человека псевдогипертрофическая мышечная дистрофия (смерть в 10—20 лет) в некоторых семьях зависит от рецессивного сцепленного с полом гена. Болезнь зарегистрирована только у мальчиков. Почему? Если больные мальчики умирают до деторождения, то почему эта болезнь не элиминируется из популяции?

26. У кур известен сцепленный с полом рецессивный ген с летальным эффектом без видимого проявления. Каково будет соотно-

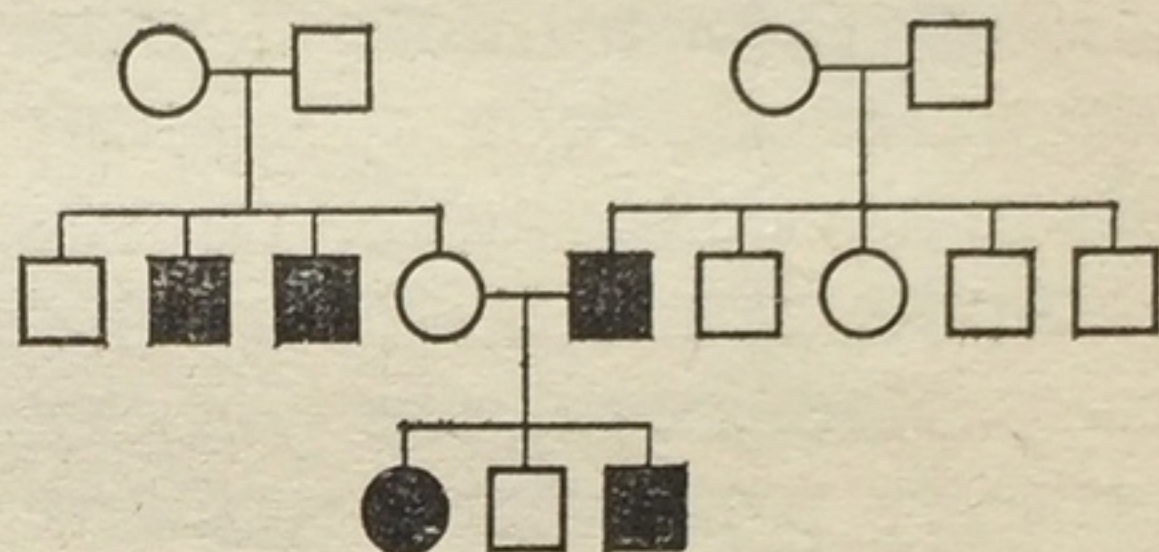


Рис. 24. Родословная человека к задаче № 24.

шение полов в потомстве гетерозиготного по этому гену петуха и нормальной курицы?

27. От пары мух дрозофилы получено 420 потомков, из них только 141 самец. Как это можно объяснить?

28. В некоторых случаях часть X-хромосомы оказывается генетически инертной, а Y-хромосома несет те или иные аллели. У человека в Y-хромосоме может находиться ген, определяющий развитие перепонки между вторым и третьим пальцами ног. Определите, какие будут дети и внуки у мужчины с перепонками между пальцами и женщины, у которой этих перепонки нет.

29. У человека есть наследственное аллергическое заболевание — геморрагический диатез, вызываемый рецессивным геном *a*. Аллели этого гена находятся и в X-, и в Y-хромосоме. Попробуйте определить, какие будут дети и внуки, если родители: а) жена здорова, муж болен (оба гомозиготны); б) муж здоров, жена больна (оба гомозиготны).

30. У рыбы *Aplocheilichthys* самки гомогаметны — XX, а самцы гетерогаметны — XY. Y-хромосома так же, как и X-хромосома, содержит аллели генов. В норме рыбы имеют коричневую окраску, определяемую аллелью *B*; голубая окраска — *b*. Y-хромосома всегда содержит аллель *B* и никогда — *b*. Следовательно, самцы никогда не бывают голубыми. Проведите скрещивание голубой самки с гомозиготным коричневым самцом и определите, какие будут  $F_1$  и  $F_2$ . В чем отличие этого наследования от аутосомного и сцепленного с полом?



Тема.

Сцепленное наследование и кроссинговер. Закономерности сцепленного наследования. Учет расщепления в анализирующем скрещивании тригетерозиготы со сцепленными генами.

Третий закон Менделя — закон независимого комбинирования признаков — осуществляется при условии, если гены, определяющие эти признаки, находятся в негомологичных хромосомах. В силу этого у каждого вида число пар признаков, наследующихся независимо, должно быть ограничено числом пар хромосом. В то же время очевидно, что число генов, определяющих различные признаки, очень велико, а число хромосом относительно мало.

Поэтому следует предположить, что в каждой хромосоме расположен не один ген, а множество. Такие гены, находящиеся в одной хромосоме, в соответствии с поведением хромосом в мейозе, должны наследоваться вместе. Совместное наследование генов, ограничивающее их свободное комбинирование, т. е. сцепление генов или сцепленное наследование, составляет смысл закона сцепления Моргана. Сцепление генов, как правило, не бывает абсолютным. Благодаря обмену идентичными участками гомологичных хромосом, происходящему в профазе мейоза и получившему название перекреста, или кроссинговера (см. занятие 2), сцепление нарушается, чем обеспечивается дополнительный источник комбинативной изменчивости. Сцепленное наследование признаков выявляется по преобладанию в потомстве гетерозиготы форм с родительскими сочетаниями признаков (по сравнению со свободным и независимым наследованием) и уменьшенному количеству форм с новыми сочетаниями признаков — рекомбинантов. При независимом наследовании признаков в потомстве от анализирующего скрещивания дигетерозиготы организмы с родительскими сочетаниями признаков и рекомбинанты, как известно, встречаются с равной частотой (по 50%). Причиной этого является образование дигетерозиготой четырех типов гамет с равной частотой. Например, гетерозигота  $AaBb$  образует гаметы  $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$  и  $ab$  в отношении 1 : 1 : 1 : 1, или по 25% каждого типа.

При сцепленном наследовании сила сцепления может быть разной. При полном сцеплении в потомстве гибрида появляются организмы только с родительскими сочетаниями признаков, а рекомбинанты отсутствуют. При неполном сцеплении всегда наблюдается в той или иной мере преобладание форм с родительскими сочетаниями признаков (табл. 11).

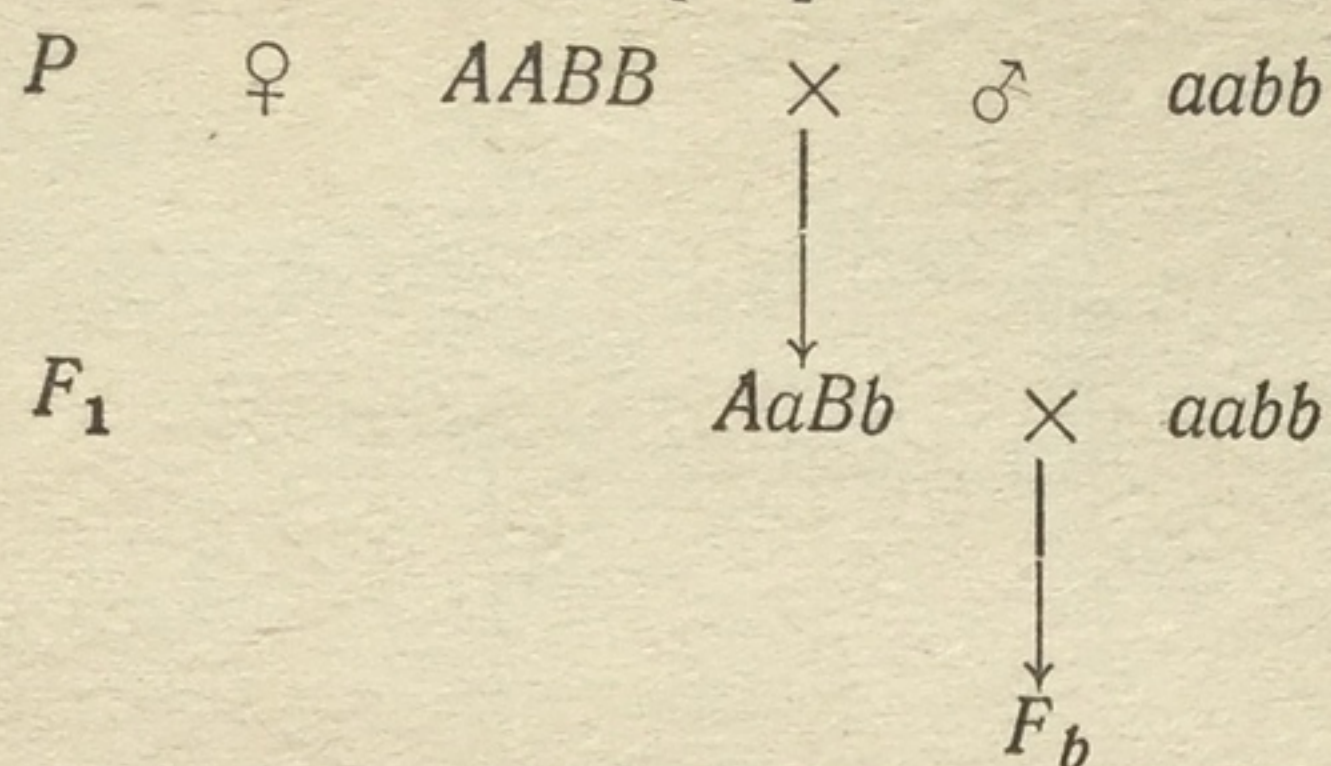
Величина кроссинговера, отражающая силу сцепления между генами, измеряется отношением числа рекомбинантов к общему числу особей в потомстве от анализирующего скрещивания и выражается в процентах. Например, в таблице 11 величина кроссинговера для случаев неполного сцепления будет составлять соответственно 40, 30, 20 и 10%, т. е. во всех случаях меньше 50%.

Т. Морган предположил, что гены расположены в хромосомах



Таблица 11

Частоты генотипов (в %) в анализирующем скрещивании дигетерозиготы при различных типах наследования



Характер наследования	Генотипы $F_b$			
	$AaBb$	$Aabb$	$aaBb$	$aabb$
Свободное и независимое . . . . .	25	25	25	25
Неполное сцепление . . . . .	30	20	20	30
	35	15	15	35
	40	10	10	40
	45	5	5	45
Полное сцепление . . . . .	50	0	0	50

линейно, а частота кроссинговера отражает относительное расстояние между ними. Чем дальше отстоят гены друг от друга, тем чаще между ними происходит кроссинговер; чем ближе они друг к другу, тем реже осуществляется кроссинговер. Все гены, находящиеся в одной хромосоме и наследующиеся сцепленно, составляют группу сцепления. Естественно, что число групп сцепления у того или иного вида должно быть равно гаплоидному набору хромосом, так как гомологичные хромосомы содержат идентичные наборы генов. Например, у дрозофилы число групп сцепления равно 4 ( $2n=8$ ), у кукурузы — 10 ( $2n=20$ ) и т. п.

В схеме относительного расположения генов в группе сцепления, или генетической карте, каждый ген занимает определенное место — локус. Для примера приведены генетические карты *Drosophila melanogaster* (рис. 25). Группы сцепления обычно нумеруются. Так, у дрозофилы первая группа сцепления соответствует X-хромосоме, вторая и третья — двум большим аутосомам и четвертая — маленькой аутосоме.

Для построения генетической карты и определения локуса гена следует проводить скрещивание организмов, различающихся не менее чем тремя сцепленными признаками.

Рассмотрим конкретный пример. Скрещиваются две линии дрозофилы, различающиеся тремя парами признаков, гены которых локализованы во II хромосоме. Мухи одной линии имеют красную



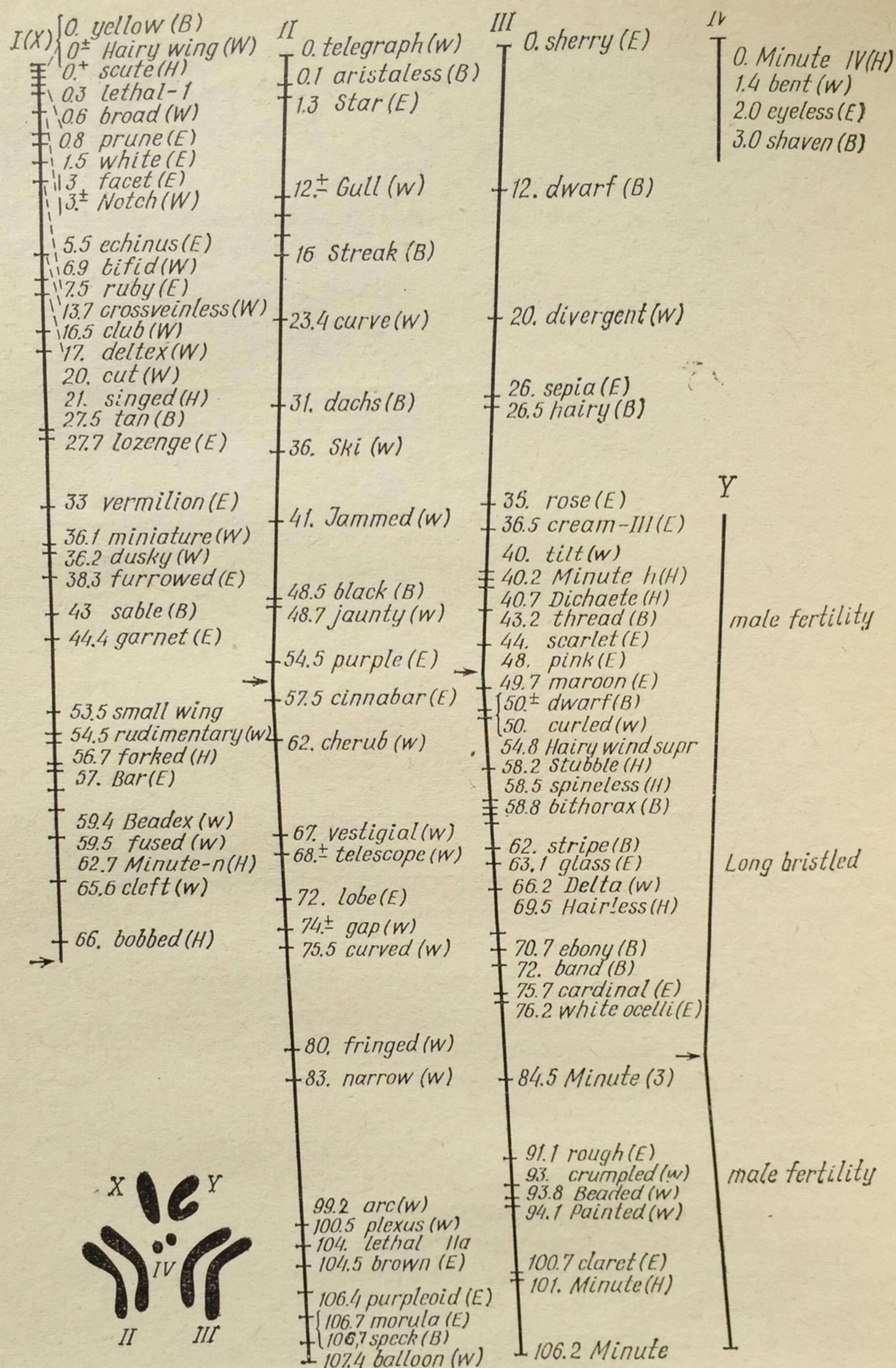


Рис. 25. Генетические карты (группы сцепления) дрозофилы.

Номера групп сцепления обозначены римскими цифрами (I—IV). Цифры на генетических картах обозначают локусы генов, или расстояния между генами и одним из концов хромосом (в процентах кроссинговера). Внизу слева — метафазная пластинка хромосом дрозофилы. Номера хромосом соответствуют номерам групп сцепления. Буквы справа от названия гена обозначают признак, затрагиваемый данным геном: B — тело; E — глаза; W — крылья; H — щетинки.



окраску глаз ( $cn^+$ ), серое тело ( $b^+$ ) и нормальные крылья ( $vg^+$ ), у мух другой линии глаза киноварные ( $cn$  — *cinnabar*), тело черное ( $b$  — *black*) и крылья зачаточные ( $vg$  — *vestigial*) (табл. 12).

Таблица 12

Наследование окраски глаз, окраски тела и формы крыльев у дрозофилы (тригибридное скрещивание)

	Глаза	Тело	Крылья		Глаза	Тело	Крылья
$P \text{ } \text{♀}$	$cn^+cn^+$ красные	$b^+b^+$ серое	$vg^+vg^+$ нормальные	×	$\text{♂ } cn \text{ } cn$ киновар- ные	$bb$ черное	$vg \text{ } vg$ зачаточ- ные
Гаметы	$cn^+b^+vg^+$	$cn \text{ } b \text{ } vg$					
$F_1 \text{ } \text{♀}$	$cn^+cn$ красные	$b^+b$ серое	$vg^+vg$ нормальные	×	$\text{♂ } cn \text{ } cn$	$bb$	$vg \text{ } vg$
Гаметы	$cn^+b^+vg^+$ $cn^+b^+vg$ $cn^+b \text{ } vg^+$ $cn^+b \text{ } vg$	$cn \text{ } b^+vg^+$ $cn \text{ } b^+vg$ $cn \text{ } b \text{ } vg^+$ $cn \text{ } b \text{ } vg$	$cn \text{ } b \text{ } vg$				
$F_2$	$cn^+cn$ красные	$b^+b$ серое	$vg^+vg$ нормальные		$cn \text{ } cn$ киноварные	$b^+b$ серое	$vg^+vg$ нормальные
	$cn^+cn$ красные	$b^+b$ серое	$vg \text{ } vg$ зачаточные		$cn \text{ } cn$ киноварные	$b^+b$ серое	$vg \text{ } vg$ зачаточные
	$cn^+cn$ красные	$bb$ черное	$vg^+vg$ нормальные		$cn \text{ } cn$ киноварные	$bb$ черное	$vg^+vg$ нормальные
	$cn^+cn$ красные	$bb$ черное	$vg \text{ } vg$ зачаточные		$cn \text{ } cn$ киноварные	$bb$ черное	$vg \text{ } vg$ зачаточные

Гибриды  $F_1$  имеют красные глаза, серое тело и нормальные крылья в силу доминирования соответствующих аллелей. Скрестим гибридную самку  $F_1$ , являющуюся тригетерозиготой, с рецессивным по всем трем генам самцом, т. е. проведем анализирующее скрещивание.

Тригетерозиготная самка образует 8 сортов гамет (которые выписывают в соответствии с правилом, изложенным на с. 54), что и определяет 8 генотипических и фенотипических классов в  $F_2$ . В  $F_2$  появляются мухи, имеющие сочетания генов, подобные исход-



ным линиям ( $cn^+b^+vg^+$  и  $cn\ b\ vg$ ), а также и все возможные комбинации между ними (всего таких новых комбинаций 6).

### Цель занятия

Знакомство с закономерностями сцепленного наследования и учет расщепления в потомстве тригетерозиготы со сцепленными генами.

### Материал

Живые объекты: на каждого студента четыре пробирки: по одной пробирке с мухами исходной линии дикого типа с красными глазами, серым телом и нормальными крыльями; исходной линии с киноварными глазами, черным телом и зачаточными крыльями; гибридов  $F_1$ ; гибридов  $F_2$ .

### Оборудование

На каждого студента — набор для работы с дрозофилой (рис. 41).

## Выполнение работы

**Анализ исходных линий, взятых в скрещивание.** Ознакомиться с мухами обеих линий. Убедиться, что в одной из них мухи имеют красные глаза, серое тело и нормальные крылья, а в другой — киноварные (ярко-красные) глаза, черное тело и зачаточные крылья.

**Анализ гибридов первого поколения.** Проанализировать гибриды  $F_1$ ; убедиться, что все мухи имеют красные глаза, серое тело и нормальные крылья. Установить доминирование красной окраски глаз над киноварной, серого цвета тела над черным и нормальных крыльев над зачаточными.

**Анализ гибридов от анализирующего скрещивания.** При анализе гибридов  $F_2$  мухи должны быть разбиты на восемь фенотипических классов в соответствии с теоретически ожидаемым, исходя из разобранной схемы (табл. 12). Для этого сначала нужно разбить мух на два фенотипических класса — с красными и киноварными глазами (табл. 13), затем каждый класс снова на два — мух с серым и черным телом. Наконец, каждый из четырех классов разбить тоже на два — с нормальными и зачаточными крыльями. После того как будут выделены все фенотипические классы, под каждым из них написать их фенотипический радикал (например, если мухи красноглазые, чернотелые, с нормальными крыльями, их фенотипический радикал будет  $cn^+b\ vg^+$  и т. п.).

Следует учесть, что разбивка мух на восемь фенотипических классов — процесс трудный, требующий исключительного внимания и студента, и преподавателя, и часто бывает связан с ошибочным отношением мух не к «своему» классу. Поэтому абсолютно обязательна тщательная проверка преподавателем результата ра-

Фенотипич  
кал . . .

Число му  
ных студент

Число му  
ных всеми с

боты студе  
шении над  
классов. То  
ность разб  
в каждом  
Обратите  
с родитель  
тело, норм  
точные кр  
Следует  
семь ожида  
В табли  
ные всеми  
Составле  
аналогично

Вопросы и

1. Сколь  
быть у лоша  
2. Можн  
А и В в  
Не забуд



Таблица 13

Число мух разных фенотипических классов в тригибридном анализирующем скрещивании дрозофилы

	Мухи							
	с красными глазами				с киноварными глазами			
	с серым телом		с черным телом		с серым телом		с черным телом	
	с нормальными крыльями	с зачаточными крыльями	с нормальными крыльями	с зачаточными крыльями	с нормальными крыльями	с зачаточными крыльями	с нормальными крыльями	с зачаточными крыльями
Фенотипический радикал . . . . .	$cn^+ b^+ vg^+$	$cn^+ b^+ vg$	$cn^+ b vg^+$	$cn^+ b vg$	$cn b^+ vg^+$	$cn b^+ vg$	$cn b vg^+$	$cn b vg$
Число мух, полученных студентом . . . . .	46	6	5	0	1	4	4	34
Число мух, полученных всеми студентами	631	91	68	1	2	56	80	575

боты студентов и в отношении разбивки мух на классы, и в отношении надписывания фенотипических радикалов соответствующих классов. Только после того как преподаватель проверит правильность разбивки на фенотипические классы, нужно подсчитать мух в каждом классе и вписать результаты подсчета в таблицу 13. Обратите внимание, что чаще всего встречаются два класса мух с родительскими сочетаниями признаков: красные глаза, серое тело, нормальные крылья и киноварные глаза, черное тело, зачаточные крылья.

Следует помнить, что не у каждого студента появятся все восемь ожидаемых классов; их может быть семь или даже шесть.

В таблицу следует вписать также суммарные данные, полученные всеми студентами группы.

Составление схемы скрещивания. Записать схему скрещивания аналогично приведенной в таблице 12.

### Вопросы и задачи

1. Сколько независимо наследующихся пар признаков может быть у лошадиной аскариды, гороха, человека?

2. Можно ли определить процент кроссинговера между генами А и В в скрещивании  $\frac{Ab}{ab} \times \frac{aB}{ab}$ ?

Не забудьте, что сцепленные гены обозначаются, как это



сделано в приведенной схеме скрещивания, в отличие от несцепленных:  $\frac{A}{a} \frac{b}{b}$ .

3. У кролика один из типов пятнистости доминирует над сплошной окраской, а нормальная шерсть — над ангорской. Скрещивают пятнистого нормальношерстного кролика со сплошь окрашенной ангорской крольчихой. В потомстве от скрещивания гибридов  $F_1$  со сплошь окрашенными ангорскими кроликами получено 26 пятнистых ангорских крольчат, 144 сплошь окрашенных ангорских, 157 пятнистых с нормальной шерстью и 23 сплошь окрашенных с нормальной шерстью. Как наследуются пятнистость и длина шерсти по отношению друг к другу?

4. Скрещены две линии мышей: в одной из них животные имеют извитую шерсть нормальной длины, а в другой — длинную прямую. Гибриды  $F_1$  имеют шерсть нормальную прямую. В анализирующем скрещивании получилось следующее расщепление: мышат с нормальной прямой шерстью — 27, с нормальной извитой — 99, длинной прямой — 98 и длинной извитой — 24. Как наследуются эти две пары признаков?

5. Высокое растение томата с шаровидными плодами, скрещенное с карликовым растением, имеющим грушевидные плоды, дало 81 высокое шаровидное, 79 карликовых грушевидных, 22 высоких грушевидных и 17 карликовых шаровидных потомков. Другое высокое растение с шаровидными плодами, скрещенное с карликовым растением, имеющим грушевидные плоды, дало 21 высокое грушевидное, 18 карликовых шаровидных, 5 высоких шаровидных и 4 карликовых грушевидных потомка. Каковы генотипы двух исходных высоких растений с шаровидными плодами? Какое потомство дали бы они при скрещивании друг с другом и в каком соотношении?

6. У растения окрашенный цветок доминирует над неокрашенным, а желтая окраска растения рецессивна к зеленой. Два гетерозиготных растения скрещены с рецессивной гомозиготной формой, в результате получено следующее потомство:

Окраска цветка	Окраска растения	Растение 1	Растение 2
Окрашенный	Зеленая	88	23
Окрашенный	Желтая	12	170
Неокрашенный	Зеленая	8	190
Неокрашенный	Желтая	92	17

Каковы генотипы обоих гетерозиготных растений? Рассчитайте величину кроссинговера. Какое получилось бы потомство от самоопыления каждого из растений и при скрещивании их друг с другом?

7. При скрещивании душистого горошка, гомозиготного по яркой окраске цветков и наличию усов, с растением, гомозиготным по бледной окраске цветков и отсутствию усов, было получено  $F_1$ , состоящее из растений с яркими цветками и усами. В  $F_2$  от этого



скрещивания было получено растений: с яркими цветками и усами — 424, с яркими цветками и без усов — 102, с бледными цветками и усами — 99, с бледными цветками и без усов — 91. При скрещивании яркоцветкового растения без усов с бледноцветковым растением, имеющим усы, было получено яркоцветковое, обладающее усами  $F_1$ , в  $F_2$  же оказалось: яркоцветковых с усами — 847, бледноцветковых с усами — 298, яркоцветковых без усов — 300, бледноцветковых без усов — 49. Как наследуются эти признаки?

8. Если гены  $AB$  сцеплены и кроссинговер между ними составляет 20%, то какова будет пропорция генотипов  $\frac{ab}{ab}$  и  $\frac{aB}{aB}$  в  $F_2$

от скрещивания  $\frac{Ab}{Ab} \times \frac{aB}{aB}$ ?  $\frac{AB}{ab} \times \frac{AB}{ab}$ ?

9. Гены  $AB$  сцеплены, кроссинговер между ними составляет 40%. Определите, сколько появится в потомстве дигетерозиготы  $\frac{AB}{ab}$  при ее самооплодотворении форм  $aabb$  и  $A — bb$ ? Что получится при кроссинговере 10%?

10. У дрозофилы рецессивный ген  $cut(ct)$ , обуславливающий вырезки на крыльях, и рецессивный ген  $tan(t)$ , обуславливающий темную окраску тела, расположены в X-хромосоме. Ответьте на следующие вопросы:

а) Можно ли установить расстояние между этими генами, скрещивая гетерозиготную по обоим генам самку с самцом, рецессивным по этим признакам? Каким образом?

б) Можно ли установить расстояние между этими генами, скрещивая такую же самку с самцом, доминантным по обоим признакам? Каким образом?

11. Допустим, что гены  $A$  и  $B$  у дрозофилы сцеплены с полом и кроссинговер между ними составляет 20%. Каково будет потомство в следующих скрещиваниях:

$$\begin{array}{l}
 \text{♀ } \frac{AB}{ab} \times \text{♂ } \frac{ab}{ab} \\
 \text{♀ } \frac{Ab}{ab} \times \text{♂ } \frac{ab}{ab} \\
 \text{♀ } \frac{AB}{ab} \times \text{♂ } \frac{AB}{AB} \\
 \text{♀ } \frac{AB}{ab} \times \text{♂ } \frac{Ab}{Ab} \\
 \text{♀ } \frac{Ab}{aB} \times \text{♂ } \frac{Ab}{Ab}
 \end{array}$$

12. Скрещивают две линии дрозофилы  $b^+pr^+$  (серое тело, красные глаза — оба гена из II группы сцепления) и  $bpr$  (черное тело,



пурпурные глаза). Кроссинговер между генами  $b-pr$  составляет 6%. Попробуйте определить расщепление в  $F_2$ . Не забудьте, что кроссинговер у самцов дрозофилы не идет. Определите, какое будет  $F_2$  от скрещивания линий  $b^+pr$  и  $bpr^+$ .

13. У дрозофилы кроссинговер между генами  $b-vg$  составляет 20%. Определите, какое будет  $F_2$  от скрещивания линий  $b\ vg \times b^+vg^+$  и  $b\ vg^+ \times b^+vg$ .

14. Объясните: 1) почему в задачах № 12 и 13 получаются разные расщепления в  $F_2$ , если у исходных линий берутся разные сочетания аллелей одних и тех же генов; 2) почему в этих задачах скрещивания линий  $b^+pr \times b\ pr^+$  и  $b\ vg^+ \times b^+vg$ , в которых гены находятся на разных расстояниях (6 и 20%), в  $F_2$  получаются одинаковые количественные отношения в расщеплении.

15. Если у нормальной женщины родилось четыре сына: один — гемофилик (несвертываемость крови), страдающий цветной слепотой (признаки сцеплены с полом), двое других — гемофилики, но с нормальным зрением и один — нормальный по двум признакам, то какой генотип наиболее вероятен для нее?

16. Почему даже большое число семей с одним ребенком не может дать сведений о сцеплении генов? Почему такие сведения могут дать семьи с большим количеством детей?

17. У человека рецессивный ген  $c$  обуславливает цветовую слепоту (протанопию), а рецессивный ген  $d$  — мышечную дистрофию Дюшена. Оба признака наследуются сцепленно с полом. По родословной одной многодетной семьи были получены следующие данные: здоровая женщина с нормальным зрением, отец которой страдал мышечной дистрофией, а мать — нарушением цветового зрения, вышла замуж за здорового мужчину с нормальным цветовым зрением. От этого брака родилось 8 мальчиков и 3 девочки. Из них 3 девочки и 1 мальчик были здоровы и имели нормальное зрение. Из остальных семи мальчиков 3 страдали мышечной дистрофией, 3 — цветовой слепотой и 1 — обоими заболеваниями. По этим данным была дана приблизительная (ввиду малочисленности материала) оценка расстояния между генами  $c$  и  $d$ . Укажите это расстояние.

## ЗАНЯТИЕ 9

Тема.

Генетический анализ кроссинговера.

Построение генетической карты.

Прежде чем приступить к анализу кроссинговера в тригибридном скрещивании, с которым познакомились на занятии № 8, нужно проверить, сцеплены ли между собой все анализируемые гены, для чего проводится проверка на свободное и независимое наследование каждой двух пар признаков (теоретически ожидаемое отношение 1:1:1:1). Например, в анализируемом скрещивании проверяются следующие пары признаков:

При анали  
у исходных л  
красная окрас  
глаз и черная  
наследования  
ков, а недоста  
тело, киновар  
следующих дв  
В  $F_2$  в случае  
сравнению с  
родительские  
киноварные гл  
комбинантов —  
а также кино  
последних дву  
в случае их с  
родительские  
ное тело и зач  
телом и зачат  
мальными кр  
Только пос  
трех пар при  
их наследован  
В том случ  
мулы генотипа  
розиготы с не  
A B a b. Иногда  
для несцеплен  
удобно и нагл  
нотип  $\frac{A}{a} \frac{B}{b}$   
находятся в с  
и наследуется  
зуюсь этим п  
линий дрозоф  
тия (рис. 26)  
вания можно  
кроссинговер  
прокно, т. е.  
гибридной са  
логичных хро  
кой, парами.  
валась или пр  
7 Зак. 1073



Окраска глаз — Окраска тела  
 Окраска глаз — Форма крыльев  
 Окраска тела — Форма крыльев

При анализе первых двух пар признаков следует учесть, что у исходных линий они комбинировались следующим образом: красная окраска глаз и серая окраска тела, киноварная окраска глаз и черная окраска тела. Поэтому в  $F_2$  в случае сцепленного наследования должны преобладать именно эти сочетания признаков, а не доставать должно рекомбинантов: красные глаза и черное тело, киноварные глаза и серое тело. Аналогично ведется и анализ следующих двух пар признаков: окраски глаз и формы крыльев. В  $F_2$  в случае сцепления этих признаков должны преобладать (по сравнению с теоретически ожидаемым отношением 1:1:1:1) родительские комбинации: красные глаза и нормальные крылья, киноварные глаза и зачаточные крылья, а должно не хватать рекомбинантов — мух, имеющих красные глаза и зачаточные крылья, а также киноварные глаза и нормальные крылья. И наконец, для последних двух пар признаков (окраска тела — форма крыльев) в случае их сцепленного наследования в  $F_2$  должны преобладать родительские комбинации: серое тело и нормальные крылья, черное тело и зачаточные крылья, рекомбинанты же — мухи с серым телом и зачаточными крыльями, а также с черным телом и нормальными крыльями — должны встречаться реже ожидаемого.

Только после того как получено доказательство сцепления всех трех пар признаков, можно переходить к одновременному анализу их наследования.

В том случае, если известно, что гены сцеплены, написание формулы генотипа принято видоизменять. Например, генотип дигетерозиготы с несцепленными генами пишется  $AaBb$ , со сцепленными  $ABab$ . Иногда при написании генотипа указывают хромосомы  $\frac{A}{a} \frac{B}{b}$

для несцепленных генов,  $\frac{AB}{ab}$  для сцепленных. Это правило очень

удобно и наглядно демонстрирует особенности генотипа. Имея генотип  $\frac{A}{a} \frac{BC}{bc}$ , нетрудно сделать вывод о том, что гены  $B$  и  $C$

находятся в одной хромосоме, т. е. сцеплены, а ген  $A$  — в другой и наследуется по отношению к двум первым независимо. Пользуясь этим правилом, изобразим вновь схему скрещивания двух линий дрозофилы, которая рассматривалась на предыдущем занятии (рис. 26). Следует помнить, что для анализирующего скрещивания можно брать только самок  $F_1$ , так как у самцов дрозофилы кроссинговер не идет. Поскольку кроссинговер происходит реципрокно, т. е. между отцовской и материнской хромосомами, и у гибридной самки  $F_1$  происходит взаимный обмен участками гомологичных хромосом, расположим гаметы, образуемые этой самкой, парами. Каждая такая пара комплементарных гамет образовалась или при отсутствии кроссинговера (первая пара классов),



или в результате процесса кроссинговера в том или ином участке гомологичных хромосом (вторая — четвертая пары классов).

Гаметы, которые имеют хромосомы, не претерпевшие кроссинговера, — некроссоверные, а те, которые образовались в результате кроссинговера — кроссоверные.

Соответственно организмы, возникшие от объединения в процессе оплодотворения кроссоверных гамет гибрида с гаметами линии анализатора, называют кроссоверными (кроссоверами) или рекомбинантами (на рисунке 26 это вторая — четвертая пары классов). Организмы, образовавшиеся от сочетания некроссоверных гамет гибрида с гаметами анализатора, называют некроссоверными или нереконбинантными (на рисунке 26 — первая пара классов).

Поскольку, как уже говорилось, рекомбинация происходит реципрокно, необходимо рассматривать комплементарные пары классов как результат одного события.

Расположив гаметы самки  $F_1$  и гибриды  $F_2$  так, как это сделано на рисунке, и выразив частоту встречаемости комплементарных классов мух в процентах, можно приступить к определению расстояния между генами. Определим расстояние между генами  $cn$ — $b$ . Так как у исходных форм были сцеплены аллели  $cn^+b^+$  и  $cn\ b$ , то о наличии кроссинговера между этими генами будет говорить появление мух  $cn^+b$  (красные глаза, черное тело) и  $cn\ b^+$  (киноварные глаза, серое тело). Это вторая и четвертая пары классов. Следовательно, кроссинговер между генами  $cn$  и  $b$  составляет  $0,2 + 8,2 = 8,4\%$ .

Аналогично определяем расстояние между генами  $b$  и  $vg$ . Поскольку у исходных линий сочетания аллелей были следующие:  $b^+vg^+$  и  $b\ vg$ , о наличии кроссинговера между ними будет свидетельствовать появление мух  $b^+vg$  (серое тело, зачаточные крылья) и  $b\ vg^+$  (черное тело, нормальные крылья). Это мухи третьей и четвертой пар классов. Тогда расстояние между генами  $b$  и  $vg$  составит  $11,4 + 8,2 = 19,6\%$ .

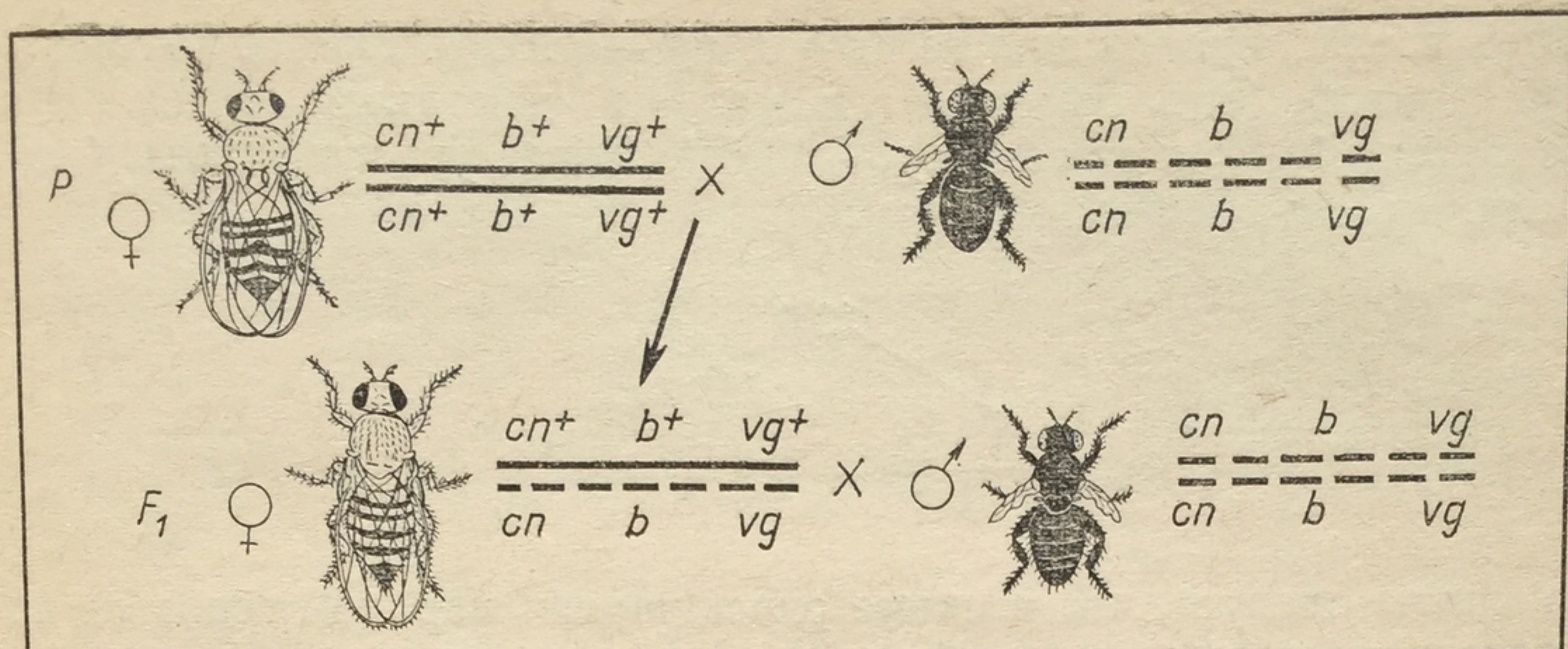
Найдем расстояние между генами  $cn$  и  $vg$ . У исходных линий сочетались аллели  $cn^+vg^+$  и  $cn\ vg$ . Значит, в результате кроссинговера между этими генами появятся мухи  $cn^+vg$  (красные глаза, зачаточные крылья) и  $cn\ vg^+$  (киноварные глаза, нормальные крылья). Такие мухи соответствуют второй и третьей парам классов. Отсюда расстояние между генами  $cn$  и  $vg$  составляет  $0,2 + 11,4 = 11,6\%$ .









Теперь, зная расстояние между генами каждой из трех пар, можно построить участок генетической карты для генов  $cn$ ,  $b$ ,  $vg$ .

Рис. 26. Наследование трех сцепленных признаков при анализирующем скрещивании у дрозофилы.

Обозначения генов: 1) окраски глаз:  $cn^+$  — красная,  $cn$  — киноварная; 2) окраски тела:  $b^+$  — серая,  $b$  — черная; 3) крыловой пластинки:  $vg^+$  — нормальная,  $vg$  — зачаточная. В  $F_2$  изображены только самцы. Самки имеют те же генотипы и фенотипы.



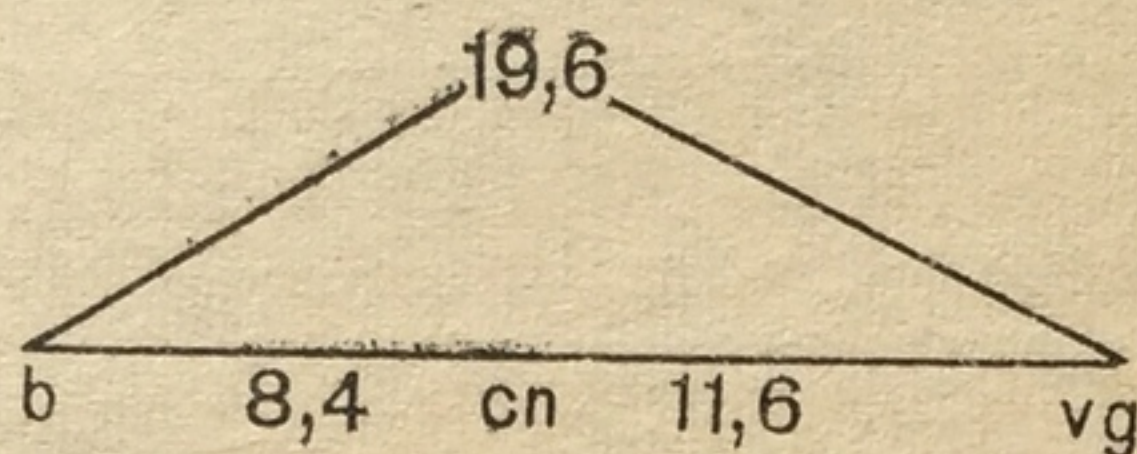


Гаметы ♀ F <sub>1</sub> и одновременно фенотипические радикалы F <sub>2</sub>	Генотипы мух F <sub>2</sub>	Фенотипы мух F <sub>2</sub>	№№ пар классов	Число мух	
				Абсол.	в %
$\frac{cn^+ \ b^+ \ vg^+}{cn \ b \ vg}$	$\frac{cn^+ \ b^+ \ vg^+}{cn \ b \ vg}$		1	631	80,2
$\frac{cn \ b \ vg}{cn \ b \ vg}$	$\frac{cn \ b \ vg}{cn \ b \ vg}$			575	
			Всего	1206	
$\frac{cn^+ \ b \ vg}{cn \ b^+ \ vg^+}$	$\frac{cn^+ \ b \ vg}{cn \ b \ vg}$		2	1	0,2
$\frac{cn \ b^+ \ vg^+}{cn \ b \ vg}$	$\frac{cn \ b^+ \ vg^+}{cn \ b \ vg}$			2	
			Всего	3	
$\frac{cn^+ \ b^+ \ vg}{cn \ b \ vg^+}$	$\frac{cn^+ \ b^+ \ vg}{cn \ b \ vg}$		3	91	11,4
$\frac{cn \ b \ vg^+}{cn \ b \ vg}$	$\frac{cn \ b \ vg^+}{cn \ b \ vg}$			80	
			Всего	171	
$\frac{cn^+ \ b \ vg^+}{cn \ b^+ \ vg}$	$\frac{cn^+ \ b \ vg^+}{cn \ b \ vg}$		4	68	8,2
$\frac{cn \ b^+ \ vg}{cn \ b \ vg}$	$\frac{cn \ b^+ \ vg}{cn \ b \ vg}$			56	
			Всего	124	

Итого: 1540 100



Далее всех расположены гены  $b$  и  $vg$  — 19,6%. Очевидно, между ними должен быть помещен ген, который находится от гена  $b$  на расстоянии 8,4% и от гена  $vg$  — 11,6%. Тогда участок карты будет выглядеть следующим образом:



Из карты следует, что в схеме скрещивания порядок генов не соответствовал тому, который установлен в результате анализа.

Если гены расположены линейно в установленном порядке, то сумма расстояний между генами  $b$ — $cn$  и  $cn$ — $vg$  должна быть равна расстоянию между крайними генами  $b$ — $vg$ . Однако сумма двух отрезков составляет  $8,4 + 11,6 = 20\%$ , а расстояние между крайними генами равно 19,6%, т. е. на 0,4% меньше суммы. В чем причина этого расхождения? В наших подсчетах не учтен двойной кроссинговер.

На рисунке 27 представлены все возможные случаи рекомбинации. Четвертый случай и представляет собой двойной кроссинговер, в результате которого крайние гены  $b^+vg^+$  и  $b\ vg$  остаются на своих местах, сцепление между ними не нарушается, а расположенные посередине аллели  $cn^+$  и  $cn$  меняются местами. Следствием двойного кроссинговера должно быть появление мух  $b^+cn\ vg^+$  (серое тело, киноварные глаза, нормальные крылья) и  $b\ cn^+\ vg$  (черное тело, красные глаза, зачаточные крылья). Такие мухи в нашем скрещивании появились (вторая пара классов), однако, не зная истинного порядка генов, невозможно было рассматривать эти классы как кроссоверные в отношении генов  $b$  и  $vg$ . Следовательно, для учета двойного кроссинговера необходимо иметь дополнительный маркер, т. е. ген, находящийся между двумя изучаемыми генами. В нашем примере это ген  $cn$ .

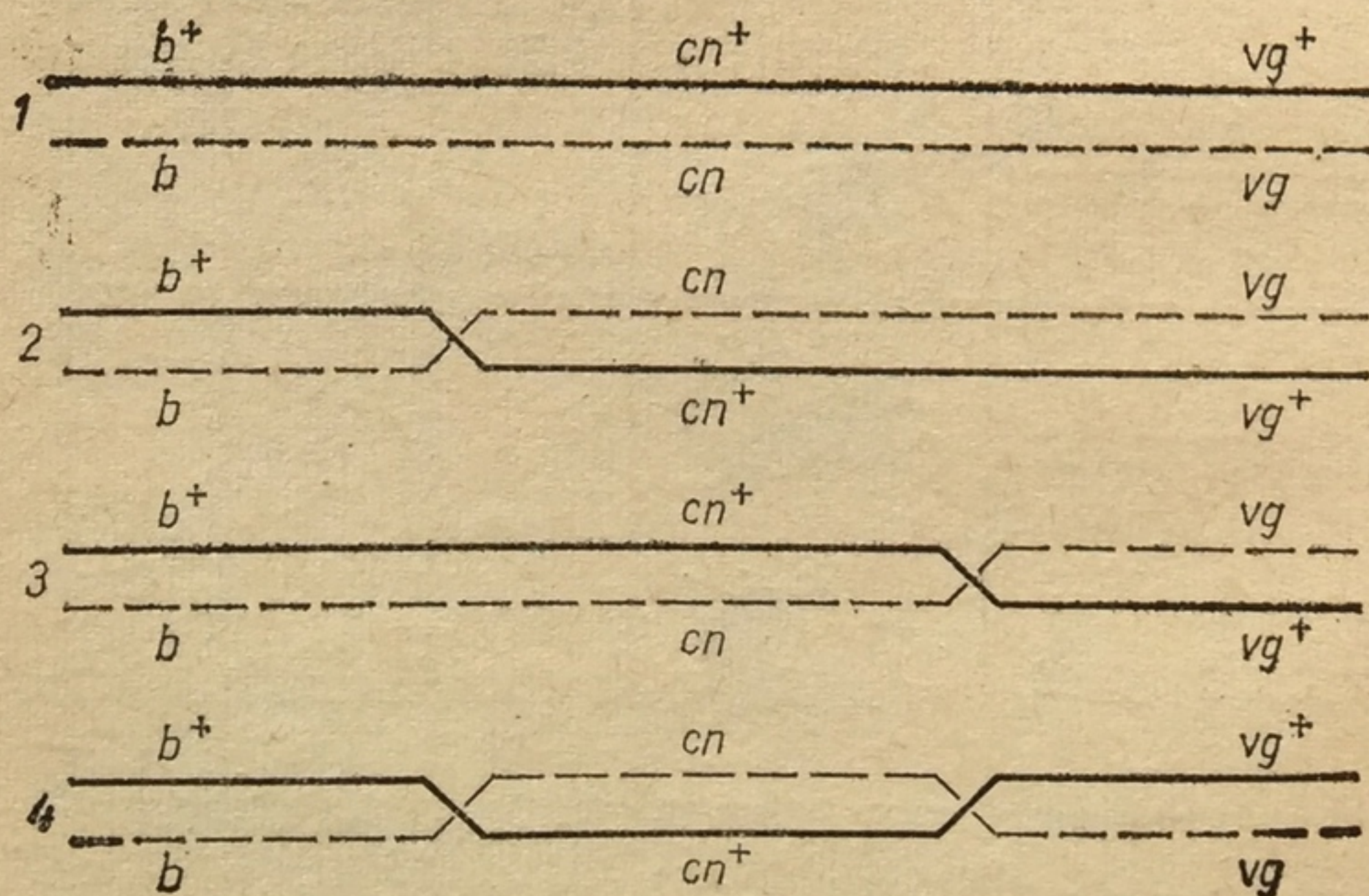


Рис. 27. Рекомбинация сцепленных генов  $b$ ,  $cn$  и  $vg$  у дрозофилы.

1 — некроссоверные хромосомы; 2 — одинарный кроссинговер между генами  $b$ — $cn$ ; 3 — одинарный кроссинговер между генами  $cn$ — $vg$ ; 4 — двойной кроссинговер между генами  $b$ — $cn$  и  $cn$ — $vg$ .

Итак, к расстоянию нужно добавить частоту двойной кроссинговера в двух участках, как в двойного кроссинговера  $b$ — $vg$  сосчитать сумму расстояний карты для трех изобразов:

Сравним полученные расстояния: гена  $b$ —48,5;  $cn$ —5; между генами  $b$ — $cn$  получилось 8,4%; между генами  $b$ — $vg$  составило 19,6%. Таким образом, с теоретически ожидаемым объяснением различия между мухами некоторыми лением — других и

Цель занятия

Доказательство кроссинговера между генами для этих трех генов

Материал

Результаты кроссинговера (табл. 13).

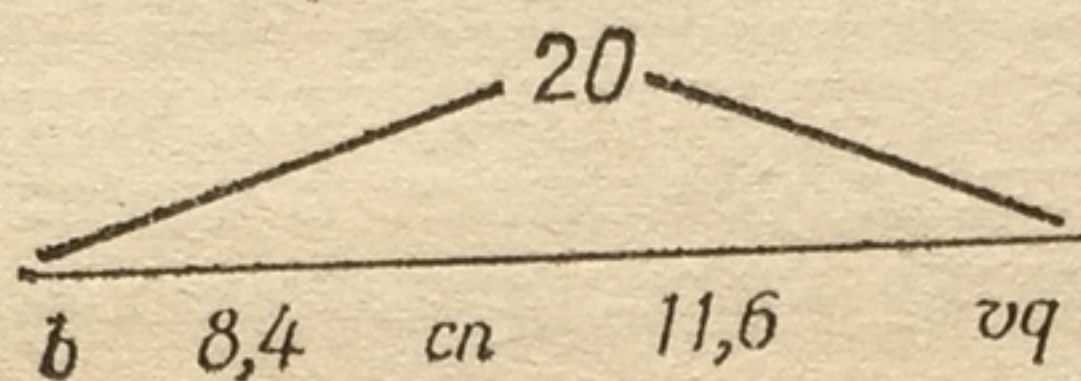
Выполнение работ

Анализ наследственности студентов

Студенты должны знать результаты кроссинговера



Итак, к расстоянию между генами  $b-vg$ , составляющему 19,6%, нужно добавить частоту двойного кроссинговера. Но так как каждый двойной кроссинговер происходит благодаря двум одинарным разрывам в двух участках хромосомы, а не одному разрыву в одном участке, как в случае одинарного кроссинговера, то частоту двойного кроссинговера следует удвоить. Тогда расстояние между генами  $b-vg$  составит  $19,6 + 0,2 \times 2 = 20\%$ , что точно соответствует сумме расстояний между генами  $b-cn$  и  $cn-vg$ . Теперь участок карты для трех изученных генов можно представить следующим образом:



Сравним полученные цифры с локусами этих трех генов, которые расположены во второй группе сцепления (рис. 25). Локус гена  $b-48,5$ ;  $cn-57,5$ ;  $vg-67,0$ . Следовательно, кроссинговер между генами  $b-cn$  должен в среднем составлять 9% (у нас получилось 8,4%); между генами  $cn-vg$  должно быть около 9—10% (в нашем скрещивании 11,6%); и наконец, расстояние между генами  $b-vg$  составляет 18,5 (у нас — 20%).

Таким образом, результаты нашего опыта хорошо совпали с теоретически ожидаемыми. Незначительные расхождения можно объяснить различными случайными причинами: избирательной гибелью мух некоторых фенотипических классов, запоздалым вылуплением — других и т. п.

### Цель занятия

Доказательство сцепления трех генов, определение процента кроссинговера между ними. Построение участка генетической карты для этих трех генов.

### Материал

Результаты количественного учета расщепления в анализирующем скрещивании, проведенном на предыдущем занятии (табл. 13).

### Выполнение работы

Анализ наследования каждой двух пар признаков. Эту часть работы студенты выполняют тремя подгруппами, используя результаты количественного учета расщепления, проведенного на предыдущем занятии (табл. 13).

Студенты первой подгруппы анализируют наследование следующих двух пар признаков: окраска глаз и окраска тела. Для



этого необходимо подсчитать число мух (по данным всех студентов группы) с родительскими сочетаниями признаков (красные глаза и серое тело, киноварные глаза и черное тело) и рекомбинантов (красные глаза и черное тело, киноварные глаза и серое тело). Обратите внимание на преобладание мух родительских комбинаций.

Впишите результаты в таблицу (табл. 14) и проведите статистическую обработку данных методом  $\chi^2$ , исходя из ожидаемого отношения 1:1:1:1. Далее нужно доказать достоверное преобладание родительских классов над рекомбинантами, т. е. установить сцепленное наследование окраски глаз и окраски тела.

Вписать в таблицу результаты, полученные студентами второй и третьей подгрупп, и убедиться в сцепленном наследовании окраски глаз и формы крыльев, а также окраски тела и формы крыльев.

Студенты второй подгруппы анализируют наследование окраски глаз и формы крыльев. Для этого нужно подсчитать число мух (по данным всех студентов группы) с родительскими сочетаниями

Таблица 14

Результаты количественного анализа наследования  
(Проверка на независимое наследование каждых двух пар

	Окраска глаз — окраска тела				
	Число мух				
	красные глаза, серое тело	красные глаза, черное тело	киноварные глаза, серое тело	киноварные глаза, черное тело	всего
Данные, полученные студентом . . . . .	34	3	3	32	72
Фактическое расщепление — данные, полученные всеми студентами группы (p) . . . . .	722	69	58	655	1504
Ожидаемое отношение . . . . .	1	1	1	1	4
Теоретически ожидаемое расщепление при свободном и независимом наследовании (q) . . . . .	376	376	376	376	1504
Отклонение (d) . . . . .	+346	—307	—318	+279	
d <sup>2</sup> . . . . .	119716	94249	101124	77841	
$\chi^2 = \sum \frac{d^2}{q} = 318 + 251 + 269 + 204 = 1042;$ $n' = 3; P \ll 0,01$					

признаков (красные глаза, нормальные крылья и киноварные глаза, зачаточные крылья) и рекомбинантов (красные глаза, зачаточные крылья и киноварные глаза, нормальные крылья). Обратите внимание на преобладание мух с родительскими комбинациями признаков и впишите результаты в таблицу.

Проведите статистическую обработку данных методом  $\chi^2$ , исходя из ожидаемого отношения 1:1:1:1, и докажете достоверное преобладание мух родительских классов над рекомбинантами, т. е. установите сцепление признаков окраски глаз и формы крыльев.

Затем впишите в таблицу результаты, полученные студентами второй и третьей подгрупп, и убедитесь в сцепленном наследовании окраски глаз и окраски тела, а также окраски тела и формы крыльев.

Студенты третьей подгруппы анализируют наследование окраски тела и формы крыльев, для чего нужно подсчитать число мух (по суммарным данным всех студентов группы) с родительскими сочетаниями признаков (серое тело, нормальные крылья и черное тело, зачаточные крылья) и рекомбинантов (серое тело, за-

окраски глаз, окраски тела и формы крыльев у дрозофилы.  
признаков в тригибридном анализирующем скрещивании)

Окраска глаз — форма крыльев					Окраска тела — форма крыльев				
Число мух					Число мух				
красные глаза, нормальные крылья	красные глаза, зачаточные крылья	киноварные глаза, нормальные крылья	киноварные глаза, зачаточные крылья	всего	серое тело, нормальные крылья	серое тело, зачаточные крылья	черное тело, нормальные крылья	черное тело, зачаточные крылья	всего
32	5	3	32	72	30	7	5	30	72
699	92	82	631	1504	633	147	148	576	1504
1	1	1	1	4	1	1	1	1	4
376	376	376	376	1504	376	376	376	376	1504
+323	—284	—294	+255		+257	—229	—228	+200	
104329	80656	86436	65025		66049	52441	51984	40000	
277 + 214 + 229 + 178 = 898;					175 + 134 + 138 + 106 = 553;				
n' = 3; P ≪ 0,01					n' = 3; P ≪ 0,01.				



этого необходимо подсчитать число мух (по данным всех студентов группы) с родительскими сочетаниями признаков (красные глаза и серое тело, киноварные глаза и черное тело) и рекомбинантов (красные глаза и черное тело, киноварные глаза и серое тело). Обратите внимание на преобладание мух родительских комбинаций.

Впишите результаты в таблицу (табл. 14) и проведите статистическую обработку данных методом  $\chi^2$ , исходя из ожидаемого отношения 1:1:1:1. Далее нужно доказать достоверное преобладание родительских классов над рекомбинантами, т. е. установить сцепленное наследование окраски глаз и окраски тела.

Вписать в таблицу результаты, полученные студентами второй и третьей подгрупп, и убедиться в сцепленном наследовании окраски глаз и формы крыльев, а также окраски тела и формы крыльев.

Студенты второй подгруппы анализируют наследование окраски глаз и формы крыльев. Для этого нужно подсчитать число мух (по данным всех студентов группы) с родительскими сочетаниями

Таблица 14

Результаты количественного анализа наследования  
(Проверка на независимое наследование каждых двух пар

	Окраска глаз — окраска тела				
	Число мух				
	красные глаза, серое тело	красные глаза, черное тело	киноварные глаза, серое тело	киноварные глаза, черное тело	всего
Данные, полученные студентом . . . . .	34	3	3	32	72
Фактическое расщепление — данные, полученные всеми студентами группы (p) . . . . .	722	69	58	655	1504
Ожидаемое отношение . . . . .	1	1	1	1	4
Теоретически ожидаемое расщепление при свободном и независимом наследовании (q) . . . . .	376	376	376	376	1504
Отклонение (d) . . . . .	+346	—307	—318	+279	
d <sup>2</sup> . . . . .	119716	94249	101124	77841	

$$\chi^2 = \sum \frac{d^2}{q} = 318 + 251 + 269 + 204 = 1042;$$

$$n' = 3; P \ll 0,01$$

признаков (красные глаза, зачаточные крылья)  
за, зачаточные крылья  
точные крылья  
тите внимание  
ями признаков

Проведите  
для из ожидае  
преобладание  
установите с

Затем впи  
второй и трет  
нии окраски  
крыльев.

Студенты  
окраски тела  
мух (по сумм  
скими сочетан  
черное тело, з

окраски глаз, ок  
признаков в триг

Окраска глаз		Число мух
красные глаза, нормальные крылья	красные глаза, зачаточные крылья	
32	5	
699	92	
1	1	
376	376	
+323 104329	—284 80656	
277 + 214 +	n' = 3; P	



признаков (красные глаза, нормальные крылья и киноварные глаза, зачаточные крылья) и рекомбинантов (красные глаза, зачаточные крылья и киноварные глаза, нормальные крылья). Обратите внимание на преобладание мух с родительскими комбинациями признаков и впишите результаты в таблицу.

Проведите статистическую обработку данных методом  $\chi^2$ , исходя из ожидаемого отношения 1:1:1:1, и докажете достоверное преобладание мух родительских классов над рекомбинантами, т. е. установите сцепление признаков окраски глаз и формы крыльев.

Затем впишите в таблицу результаты, полученные студентами второй и третьей подгрупп, и убедитесь в сцепленном наследовании окраски глаз и окраски тела, а также окраски тела и формы крыльев.

Студенты третьей подгруппы анализируют наследование окраски тела и формы крыльев, для чего нужно подсчитать число мух (по суммарным данным всех студентов группы) с родительскими сочетаниями признаков (серое тело, нормальные крылья и черное тело, зачаточные крылья) и рекомбинантов (серое тело, за-

окраски глаз, окраски тела и формы крыльев у дрозофилы.

признаков в тригибридном анализирующем скрещивании)

Окраска глаз — форма крыльев					Окраска тела — форма крыльев				
Число мух					Число мух				
красные глаза, нормальные крылья	красные глаза, зачаточные крылья	киноварные глаза, нормальные крылья	киноварные глаза, зачаточные крылья	всего	серое тело, нормальные крылья	серое тело, зачаточные крылья	черное тело, нормальные крылья	черное тело, зачаточные крылья	всего
32	5	3	32	72	30	7	5	30	72
699	92	82	631	1504	633	147	148	576	1504
1	1	1	1	4	1	1	1	1	4
376	376	376	376	1504	376	376	376	376	1504
+323 104329	—284 80656	—294 86436	+255 65025		+257 66049	—229 52441	—228 51984	+200 40000	
277 + 214 + 229 + 178 = 898; $n' = 3; P \ll 0,01$					175 + 134 + 138 + 106 = 553; $n' = 3; P \ll 0,01.$				



чаточные крылья и черное тело, нормальные крылья). Обратите внимание на преобладание мух с родительскими сочетаниями признаков над рекомбинантами.

Впишите результаты в таблицу 14 и проведите статистическую обработку данных методом  $\chi^2$ , исходя из ожидаемого отношения 1:1:1:1. Докажите достоверное преобладание родительских классов над рекомбинантами, т. е. установите сцепленное наследование окраски тела и формы крыльев.

Впишите в таблицу данные, полученные студентами первой и второй подгрупп, и убедитесь в сцепленном наследовании окраски глаз и окраски тела, а также окраски глаз и формы крыльев.

**Составление общей схемы скрещивания.** Доказав сцепленное наследование всех трех пар признаков, нужно составить схему скрещивания аналогично приведенной на рисунке 26.

Написать генотипы мух исходных линий и гибридов  $F_1$  с учетом хромосом, в которых находятся гены  $cn$ ,  $b$ ,  $vg$ .

Выписать гаметы гибридной самки  $F_1$ , систематизировав их в комплементарные пары классов: 1) некрссоверные; 2) кроссоверные за счет перекреста между генами  $cn$  и  $b$ ; 3) кроссоверные за счет перекреста между генами  $b$  и  $vg$ ; 4) кроссоверные за счет перекреста между генами  $cn$  и  $b$ ,  $b$  и  $vg$ . Проставить номера пар классов; в целях экономии времени генотипы и фенотипы мух  $F_2$  можно не выписывать, так как гаметы самки являются фенотипическими радикалами мух  $F_b$ .

**Учет частоты кроссинговера между генами  $cn$ ,  $b$  и  $vg$ .** Вначале следует в схему скрещивания записать число мух каждого класса, взяв его из таблицы 13, после чего подсчитать общее число мух в каждой комплементарной паре классов и выразить их частоту в процентах.

Рассчитать процент кроссинговера между генами  $cn$  и  $b$ . Для этого суммировать частоты кроссоверных по этой паре генов мух — вторая и четвертая пары классов.

Рассчитать процент кроссинговера между генами  $cn$  и  $vg$ . Для этого суммировать частоты кроссоверных по этой паре генов мух — вторая и третья пары классов.

Рассчитать процент кроссинговера между генами  $b$  и  $vg$ . Для этой цели суммировать частоты кроссоверных по этой паре генов мух — третья и четвертая пары классов.

**Построение генетической карты для генов  $cn$ ,  $vg$  и  $b$ .** Найти гены с наибольшим процентом кроссинговера между ними (гены  $b$  и  $vg$ ); это крайние гены на карте.

Приблизительно посередине между генами  $b$  и  $vg$  поместить ген  $cn$ , который находится примерно на одинаковых расстояниях от крайних генов  $b$  и  $vg$ .

---

$b \quad cn \quad vg$



Подсчитать сумму двух отрезков на карте: между генами  $b—cn$  и  $cn—vg$ . Убедиться, что она превышает расстояние между генами  $b—vg$ .

К расстоянию между генами  $b—vg$  прибавить удвоенный процент двойного кроссинговера (вторая пара классов). Убедиться, что теперь расстояние между крайними генами точно соответствует сумме двух расстояний между генами  $b—cn$  и  $cn—vg$ .

Сравнить полученные расстояния между генами  $b—cn—vg$  с локусами этих генов на генетической карте (на рисунке 25 локус гена  $b—48,5$ ,  $cn—57,5$ ,  $vg—67,0$ ). Убедиться, что последовательность генов установлена правильно и что расстояния между ними близки к ожидаемым.

### Вопросы и задачи

1. Попробуйте рассчитать, какое будет расщепление в  $F_2$  от скрещивания тех же линий дрозофилы. Не забудьте, что у самцов дрозофилы кроссинговер не идет.

2. Имеется генотип  $\frac{A}{a} \frac{BC}{bc}$ . Гены  $B$  и  $C$  сцеплены, и кроссинговер между ними составляет 40%. Определите пропорцию всех типов гамет, образуемых этой тригетерозиготой.

3. Допустим, что гены  $A$  и  $B$  сцеплены и перекрест между ними составляет 10%, а ген  $C$  находится в другой группе сцепления. Какие гаметы и в каких соотношениях будет образовывать гетерозигота:

$$\frac{AB}{ab} \quad \frac{C}{c} \quad ? \quad \frac{Ab}{aB} \quad \frac{C}{c} \quad ?$$

4. У гороха при скрещивании гомозиготного стелющегося опушенного растения, имеющего белые цветки, с гомозиготным кустистым неопушенным растением, обладающим окрашенными цветками, все растения  $F_1$  оказываются стелющимися, опушенными, с окрашенными цветками. При скрещивании таких растений  $F_1$  с кустистым неопушенным растением, имеющим белые цветки, в  $F_2$  получено следующее расщепление: 61 стелющееся, опушенное, окрашенное; 190 стелющихся, опушенных, белых; 56 стелющихся, неопушенных, окрашенных; 188 стелющихся, неопушенных, белых; 59 кустистых, опушенных, белых; 195 кустистых, опушенных, окрашенных; 62 кустистых, неопушенных, белых; 193 кустистых, неопушенных, окрашенных. Объясните эти результаты.

5. Скрещивают две породы кроликов: у одной из них кролики имеют черную шерсть нормальной длины и белый жир, у другой — коричневую короткую шерсть и желтый жир. У гибридов шерсть черная нормальной длины и белый жир. В анализирующем скрещивании получилось следующее расщепление, приведенное в таблице 15.



Таблица 15

Признаки			Количество особей
длина шерсти	окраска жира	окраска шерсти	
Нормальная	Белая	Черная	44
Короткая	Желтая	Черная	19
Нормальная	Желтая	Черная	20
Короткая	Белая	Черная	45
Нормальная	Желтая	Коричневая	43
Нормальная	Белая	Коричневая	18
Короткая	Желтая	Коричневая	44
Короткая	Белая	Коричневая	17

Определите, как наследуются признаки.

6. Определите генотип гетерозиготного родителя, порядок генов и процент кроссинговера, исходя из следующего расщепления в анализирующем скрещивании:

$AbC$ — 104	$aBC$ — 5
$abc$ — 180	$Abc$ — 5
$aBc$ — 109	$abC$ — 191
$ABc$ — 221	$ABC$ — 169

7. Приведены результаты анализирующего скрещивания дрозофилы. Определите порядок генов и расстояние между ними, а также генотип гетерозиготного родителя.

$ec\ cv^+ct$ — 2125	$ec^+cv\ ct$ — 223
$ec^+cv^+ct$ — 265	$ec^+cv\ ct^+$ — 2207
$ec\ cv\ ct$ — 3	$ec\ cv^+ct^+$ — 217
$ec\ cv\ ct^+$ — 273	$ec^+cv^+ct^+$ — 5

Обозначения генов:  $ec^+$  — нормальные глазные фасетки,  $ec$  — крупные и грубые;  $cv^+$  — поперечная жилка на крыле есть,  $cv$  — жилка отсутствует;  $ct^+$  — нормальные крылья,  $ct$  — вырезки на крыльях.

8. Приведены результаты анализирующего скрещивания дрозофилы. Определите порядок генов и расстояние между ними, а также генотип гетерозиготного родителя.

$cv^+ct^+v$ — 73	$cv\ ct^+v$ — 766
$cv^+ct^+v^+$ — 2	$cv\ ct\ v^+$ — 80
$cv^+ct\ v^+$ — 759	$cv\ ct^+v^+$ — 158
$cv^+ct\ v$ — 140	$cv\ ct\ v$ — 2

Обозначения генов:  $v^+$  — красная окраска глаз,  $v$  — киноварная;  $ct^+$ ,  $ct$ ,  $cv^+$  и  $cv$  — см. задачу № 7.



9. У томатов известны следующие пары признаков: плод округлый ( $O$ ) и плоский ( $o$ ), опушенный ( $p$ ) и неопушенный ( $P$ ), цветки одиночные ( $S$ ) и собранные в соцветие ( $s$ ). Все три гена находятся во второй хромосоме. На основании результатов анализирующего скрещивания определите порядок генов и расстояние между ними, генотипы исходных гомозиготных растений.

$OPS$ — 73	$oPS$ — 110
$OPs$ — 348	$oPs$ — 2
$OpS$ — 2	$opS$ — 306
$Ops$ — 96	$ops$ — 63

10. У кукурузы есть следующие признаки: золотистая окраска всходов ( $v$ ), зеленая окраска всходов ( $v^+$ ); наличие лигул ( $lg$ ), отсутствие лигул ( $lg^+$ ); нормальная окраска ( $b$ ), усиленная окраска ( $b^+$ ) листьев. По приведенному расщеплению в  $F_b$  определить расположение генов на карте и генотипы гомозиготных исходных растений:

$b^+v\ lg$ — 305	$b\ v\ lg$ — 18
$b^+v^+lg^+$ — 22	$bv^+lg^+$ — 275
$b\ v^+lg$ — 128	$b^+v^+lg$ — 74
$b^+v\ lg^+$ — 112	$bv\ lg^+$ — 66

11. Скрещиваются растения кукурузы. Одно из них имеет бесхлорофилльные проростки, блестящие листья, пониженную фертильность, а другое — проростки с нормальным содержанием хлорофилла, матовыми листьями и нормальной фертильностью. Гибриды  $F_1$ , у которых нормальное содержание хлорофилла, матовые листья и нормальная фертильность, скрещиваются с рецессивной родительской формой. Расщепление в  $F_b$  приведено в таблице 16.

Т а б л и ц а 16  
Расщепление в  $F_b$

Фенотипы $F_b$			Число растений
Проростки	Листья	Фертильность	
Нормальные	Матовые	Нормальная	235
Нормальные	Блестящие	Пониженная	62
Нормальные	Матовые	Пониженная	40
Бесхлорофилльные	Матовые	Пониженная	4
Бесхлорофилльные	Блестящие	Пониженная	270
Нормальные	Блестящие	Нормальная	7
Бесхлорофилльные	Блестящие	Нормальная	48
Бесхлорофилльные	Матовые	Нормальная	70



Определите порядок генов и расстояние между ними. Какое ожидается расщепление в  $F_2$  на 1000 растений?

12. У китайской примулы короткий пестик определяется геном  $l^+$ , длинный —  $l$ ; маджентовый венчик —  $r^+$ , красный —  $r$ ; зеленое рыльце —  $rs^+$ , красное —  $rs$ . По результатам двух анализирующих скрещиваний, приведенным в таблице 17, определите генотипы исходных растений и постройте карту для трех генов.

Таблица 17  
Расщепление в  $F_b$

Признаки растений			Количество растений
Пестик	Цветок	Рыльце	
В первом скрещивании			
Короткий	Маджентовый	Красное	290
Короткий	Маджентовый	Зеленое	151
Длинный	Красный	Зеленое	288
Длинный	Красный	Красное	141
Короткий	Красный	Зеленое	37
Короткий	Красный	Красное	20
Длинный	Маджентовый	Красное	39
Длинный	Маджентовый	Зеленое	21
Во втором скрещивании			
Короткий	Красный	Красное	156
Длинный	Маджентовый	Красное	54
Короткий	Маджентовый	Зеленое	1063
Длинный	Маджентовый	Зеленое	180
Короткий	Красный	Зеленое	39
Длинный	Красный	Зеленое	526
Длинный	Красный	Красное	1032
Короткий	Маджентовый	Красное	634

13. На основании I и II скрещиваний ( $F_b$ ) установить порядок четырех генов, расстояние между ними и генотип гетерозиготных родителей:

$+++-$  669

$ab+-$  139

$a++-$  3

$bcd-$  8

$b++-$  441

$b+d-$  90



$++c-$  121  
 $+bc-$  2  
 $a+c-$  2280  
 $abc-$  658  
 $+b+-$  2215

$+cd-$  376  
 $+++$  14  
 $++d-$  153  
 $+c+-$  64  
 $bcs-$  141

14. Скрещивают две линии дрозофилы: в одной линии мухи имеют редуцированные крылья, красные глаза, нормальные щетинки, а в другой — нормальные крылья, коричневые глаза, щетинки у мух отсутствуют.

В  $F_1$  все мухи с нормальными крыльями, красными глазами и со щетинками; в  $F_2$  получилось расщепление, приведенное в таблице 18.

Таблица 18

Признаки			Количество особей
Крылья	Глаза	Щетинки	
Нормальные	Красные	Есть	125
Нормальные	Красные	Нет	41
Нормальные	Коричневые	Нет	19
Нормальные	Коричневые	Есть	62
Редуцированные	Красные	Есть	58
Редуцированные	Красные	Нет	22

Объясните полученные результаты. Не забудьте, что у самцов дрозофилы кроссинговер не идет.

15. Ген сливовой окраски глаз дрозофилы (*pn*) был отнесен к первой группе сцепления. Для локализации этого гена взята линия *bi sn : bi* — изрезанное крыло (локус 7,0), *sn* — опаленные щетинки (локус 21,0).

Расщепление среди самцов в  $F_2$  приведено в таблице 19.

Таблица 19

Признаки			Количество особей
Глаза	Крылья	Щетинки	
Сливовые	Нормальные	Прямые	401
Сливовые	Нормальные	Опаленные	71
Сливовые	Изрезанные	Опаленные	28
Сливовые	Изрезанные	Прямые	4
Красные	Изрезанные	Прямые	59
Красные	Изрезанные	Опаленные	422
Красные	Нормальные	Опаленные	6
Красные	Нормальные	Прямые	24

Определите локус гена *pn*.



## ИЗМЕНЧИВОСТЬ И МЕТОДЫ ЕЕ ИЗУЧЕНИЯ

Изменчивость — свойство организмов приобретать новые признаки или утрачивать прежние, что обеспечивает многообразие живой природы. Изменчивость противоположна наследственности.

Различают обычно два типа изменчивости: генотипическую, или наследственную, и фенотипическую, или ненаследственную.

Генотипическая изменчивость — это изменения признаков организма, обусловленные изменением генотипа и сохраняющиеся в ряду поколений. Она может возникать путем скачкообразных изменений признаков (мутационная изменчивость) или путем новых комбинаций уже существующих признаков в результате скрещивания (комбинативная изменчивость).

Фенотипическая изменчивость не затрагивает генотипа и не сохраняется при половом размножении. Она выражается в разнообразии особей, имеющих одинаковую генотипическую основу. Один из видов этой изменчивости — онтогенетическая — наблюдается в процессе индивидуального развития, когда происходят закономерные изменения морфологических, физиологических, биохимических и других особенностей организма. Другой вид фенотипической изменчивости — модификационная. Она наблюдается у генотипически однородных особей одного и того же возраста, но находящихся в различных условиях среды.

Методы изучения разных типов изменчивости различны. Целью настоящего раздела и будет знакомство с разными типами изменчивости и методами их изучения.

### ЗАНЯТИЕ 10

**Тема.**

**Мутационная изменчивость.**

**Множественный аллелизм. Критерий аллелизма.**

К генотипической изменчивости относятся скачкообразные изменения признаков и свойств, наследующиеся в последовательных поколениях. Это — мутационные изменения. По характеру изменения генотипа мутации можно разделить, по крайней мере, на четыре группы: генные (точковые), цитоплазматические, хромосомные и геномные.

Природа генных мутаций состоит в изменении последовательности нуклеотидов в ДНК за счет их выпадения, вставки или замены. Причина цитоплазматических мутаций заключена в изменении плазмогенов. Природа этих изменений пока плохо изучена.



Две последние группы мутаций — хромосомные и геномные — связаны с изменением структуры или числа хромосом.

Изучение мутационной изменчивости удобно начать с рассмотрения генных мутаций.

Различные состояния одного гена, как уже неоднократно указывалось, называют аллелями. Переход гена из одного аллельного состояния в другое обуславливается мутацией. Таких состояний для одного гена может быть очень много. Ряд состояний одного и того же гена называют серией множественных аллелей, а само явление — множественным аллелизмом. Схематически возникновение серии множественных аллелей можно изобразить так (рис. 28): ген дикого типа (ген, типичный для диких форм вида) может мутировать в любую аллель серии, так же как и другие аллели серии могут мутировать в различные состояния, в том числе в состояние, определяющее дикий тип.

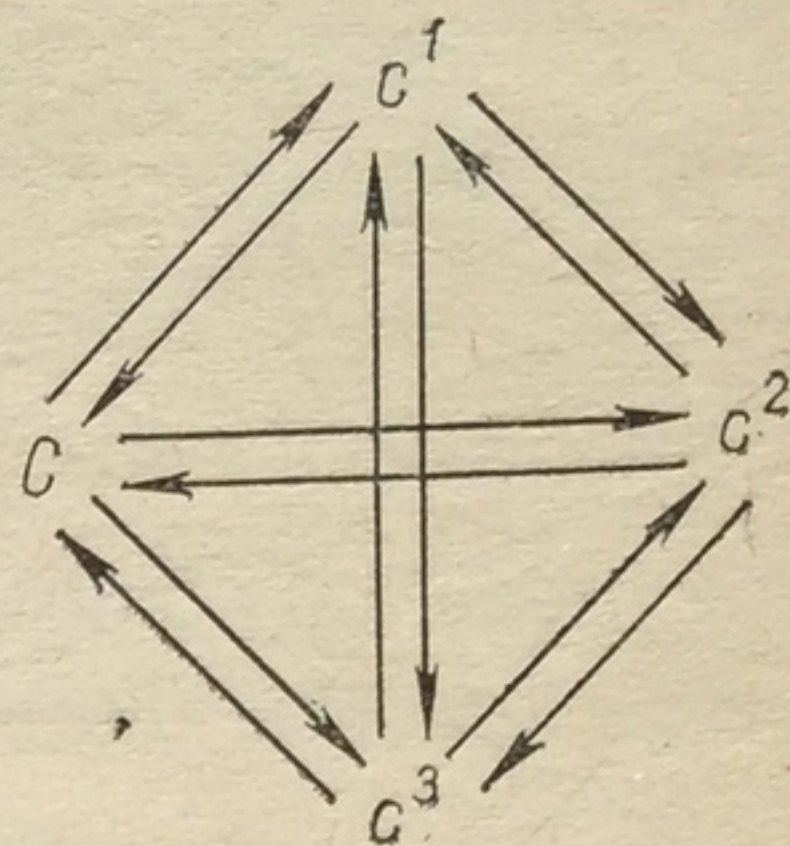


Рис. 28. Схема возникновения серии множественных аллелей.

Причинами мутаций может быть действие как абиотических факторов внешней среды (экстремальная температура, влажность, давление и т. д.), так и биотических (вирусы). Изменение физиологического состояния организма, накопление ненормальных продуктов обмена веществ также могут вызвать мутации.

Наследование членов серии множественных аллелей подчиняется менделевским закономерностям. Сочетание двух разных членов серии в гетерозиготном состоянии называют компаундом. В компаунде одна аллель ведет себя по отношению к другой аллели как доминантная к рецессивной, причем одна и та же аллель в различных сочетаниях может вести себя по-разному: то как доминантная, то как рецессивная. Это позволяет составлять серию из ряда аллелей по степени доминирования. Например, у кроликов аллель, определяющая черную окраску ( $C$ ), доминирует над тремя другими: над аллелью, определяющей шиншилловую окраску ( $c^{ch}$ ), горностаевую окраску ( $c^h$ ) и белую окраску ( $c$ ). Аллель, определяющая шиншилловую окраску, в свою очередь, доминирует над аллелью, определяющей горностаевую окраску, а последняя доминирует над аллелью, определяющей белую окраску. Изобразить это символически можно так:  $C > c^{ch} > c^h > c$ . Примером полного доминирования может служить также наследование некоторых окрасок шерсти у норок, морских свинок и других животных.

Однако доминирование может быть и неполным. Примеры неполного доминирования можно продемонстрировать при анализе характера наследования рисунка седых пятен на листьях белого клевера, групп крови системы АВО у человека и др.

Явление множественного аллелизма очень широко распространено в природе и имеет большое эволюционное значение: увеличивает резерв мутационной изменчивости.



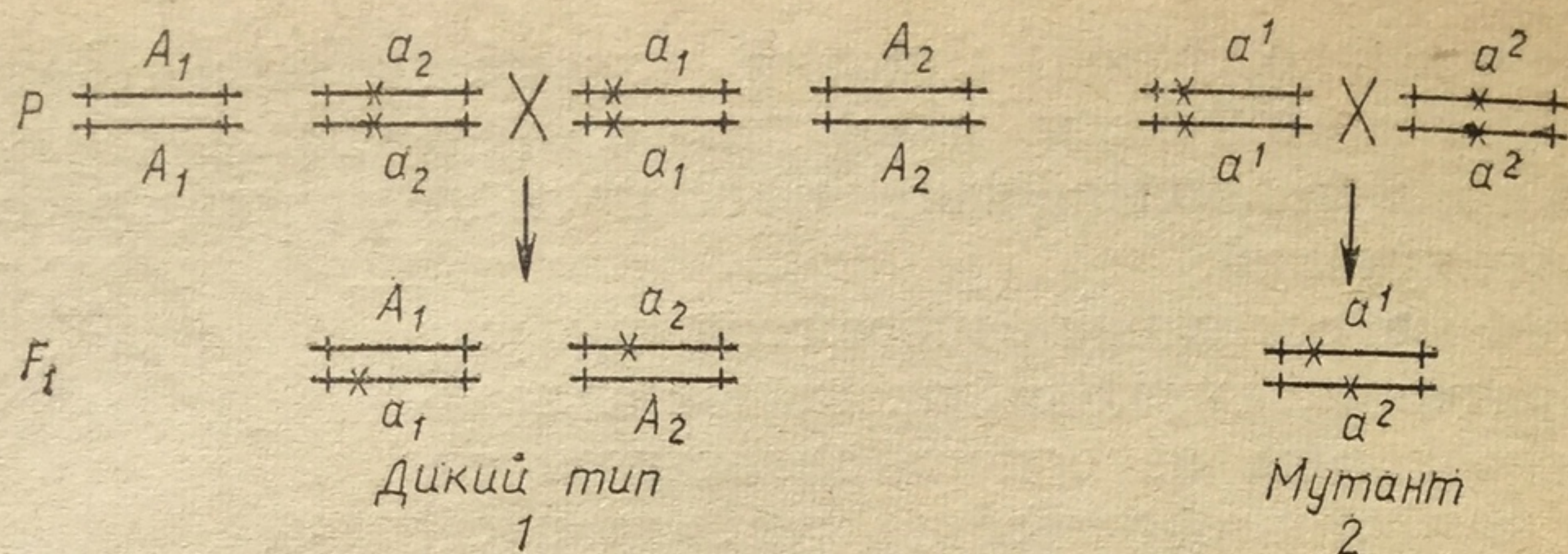


Рис. 29. Функциональный (комплементарный) тест на аллелизм:  
1 — мутации  $a_1$  и  $a_2$  не аллельны; 2 — мутации  $a^1$  и  $a^2$  аллельны.

С другой стороны, известно, что один признак в организме может определяться взаимодействием многих генов. Так, например, окраска глаз у дрозофилы определяется взаимодействием более 50 генов, локализованных в разных группах сцепления. Если все эти гены представлены аллелями дикого типа, то при взаимодействии они определяют красную окраску глаз. Если один из генов представлен мутантной аллелью в гомозиготном состоянии, а все остальные гены — аллелями дикого типа, то при взаимодействии их глаза не будут иметь красную окраску. Например, если ген *white* находится в гомозиготном состоянии, то глаза будут белые, а ген *vermilion* определит гвоздичного цвета глаза и т. д.

Следовательно, изменение признака, по которому мы судим об изменении генотипа, может быть обусловлено мутацией разных генов. В связи с этим в генетике возникла проблема: как определить, аллельны или нет две какие-либо независимо возникшие мутации, изменяющие проявление одного и того же признака, т. е. произошли ли они в одном гене или в разных? Каков критерий аллелизма?

Ответ на этот вопрос дал еще Т. Морган, предложив два критерия аллелизма: функциональный (или комплементарный) и рекомбинационный.

В основе функционального критерия лежит представление о том, что при скрещивании двух мутантных форм, несущих мутации разных генов, определяющих один и тот же признак, возникает гибрид — дигетерозигота, имеющая дикий фенотип. Действительно, аллели дикого типа доминируют в обоих случаях над мутантными и взаимодействуют между собой по типу комплементарности (откуда и произошло второе название критерия), определяя дикий фенотип гибрида. Если скрещиваются формы, имеющие мутантные аллели одного гена, то в компаунде дикий тип не проявляется, а в зависимости от характера доминирования имеет место полное или неполное проявление признака одной из скрещиваемых форм (рис. 29).

В основе рекомбинационного критерия лежало представление о том, что кроссинговер может происходить только между двумя генами и не может быть внутри гена, а следовательно, только мутации в разных генах могут рекомбинировать между собой. Сейчас изме-



нилось представление о структуре и свойствах гена. Показано, что кроссинговер может быть и внутри гена. При анализе большого по объему материала был продемонстрирован относительный характер этого критерия.

Функциональный тест в ряде случаев также не является абсолютным, однако именно он (или аналогичный ему цис-транс тест) используется на практике для установления аллелизма.

### Цель занятия

Знакомство с явлением множественного аллелизма, наследованием в серии множественных аллелей, функциональным критерием аллелизма.

### Материал

Гербарные экземпляры, коллекции: гербарий листьев белого клевера (*Trifolium repens*); коллекция линий дрозофилы, различающихся по окраске глаз ( $w$  — белые;  $w^a$  — абрикосовые;  $w^e$  — эозиновые;  $w^{ch}$  — вишневые;  $w^+$  — красные, дикий тип и  $cn$  — киноварные); коллекция шкурок кроликов (черная, шиншилловая, горностаевая и белая).

Живые объекты: на каждого студента — по три пробирки; в одной  $F_1$  от скрещивания дрозофил, имеющих белые и абрикосового цвета глаза; в другой —  $F_1$  от скрещивания мух с белыми глазами и глазами киноварного цвета и в третьей —  $F_1$  от скрещивания мух с абрикосовыми глазами и мух с глазами киноварного цвета.

### Оборудование

Оборудование, необходимое для работы с дрозофилой (рис. 41).

### Выполнение работы

Знакомство с явлением множественного аллелизма и наследованием в серии множественных аллелей. Описание коллекций дрозофил и шкурок кроликов, которое должно быть сделано каждым студентом в процессе демонстрации материала, позволит познакомиться с сериями множественных аллелей у представителей двух групп животных. Все фенотипические описания должны сопровождаться указанием генотипа особей. Серия аллелей, определяющих окраску глаз у дрозофилы, обозначается первой буквой от названия признака, впервые описанного:  $w$  (*white* — белый). Индекс указывает название признака, определяемого каждой конкретной аллелью:  $w^a$  (*apricot*) — абрикосовые глаза и т. д. Серия аллелей, определяющих окраску шерсти у кроликов, обозначается буквой «с» с индексами:  $C$  — черная окраска;  $c^{ch}$  — шиншилловая;  $c^h$  — горностаевая;  $c$  — альбинос.

Знакомство с гербарием листьев белого клевера позволит не только познакомиться с серией множественных аллелей на примере признака растения, но и проследить характер наследования этого признака: рисунка седых пятен на листьях. Ген, определяющий



этот признак, обозначается буквой  $v$  с индексами и представлен семью наиболее часто встречающимися аллелями (рис. 30). Сравнивая рисунок на листе гербария с рисунками, изображенными на схеме, можно определить генотип почти каждого экземпляра, так как здесь имеет место неполное доминирование, т. е. проявление двух аллелей в фенотипе, за что этот случай доминирования называют иногда кодоминированием. Невозможно определить генотип лишь тех форм, где рисунки пятен, определяемые двумя аллелями, сливаются или имеет место полное доминирование. Например,  $V^B V^H$  и  $V^H V^H$  имеют одинаковый фенотип;  $V^B V^P$  и  $V^B V^B$  также фенотипически не различаются, так как  $V^B$  доминирует над  $V^H$  и  $V^P$ ;  $V^F V^P$  и  $V^F V^L$  не отличимы от  $V^F V^F$  в силу слияния рисунков. Гетерозиготы с  $v$  также не отличаются от доминантных гомозигот.

Зарисуйте предложенные вам экземпляры и определите их генотипы или фенотипические радикалы, запишите символы. Составьте серию всех встретившихся аллелей.

**Функциональный (комплементарный) критерий аллелизма.** Знакомство с функциональным критерием аллелизма будет осуществ-

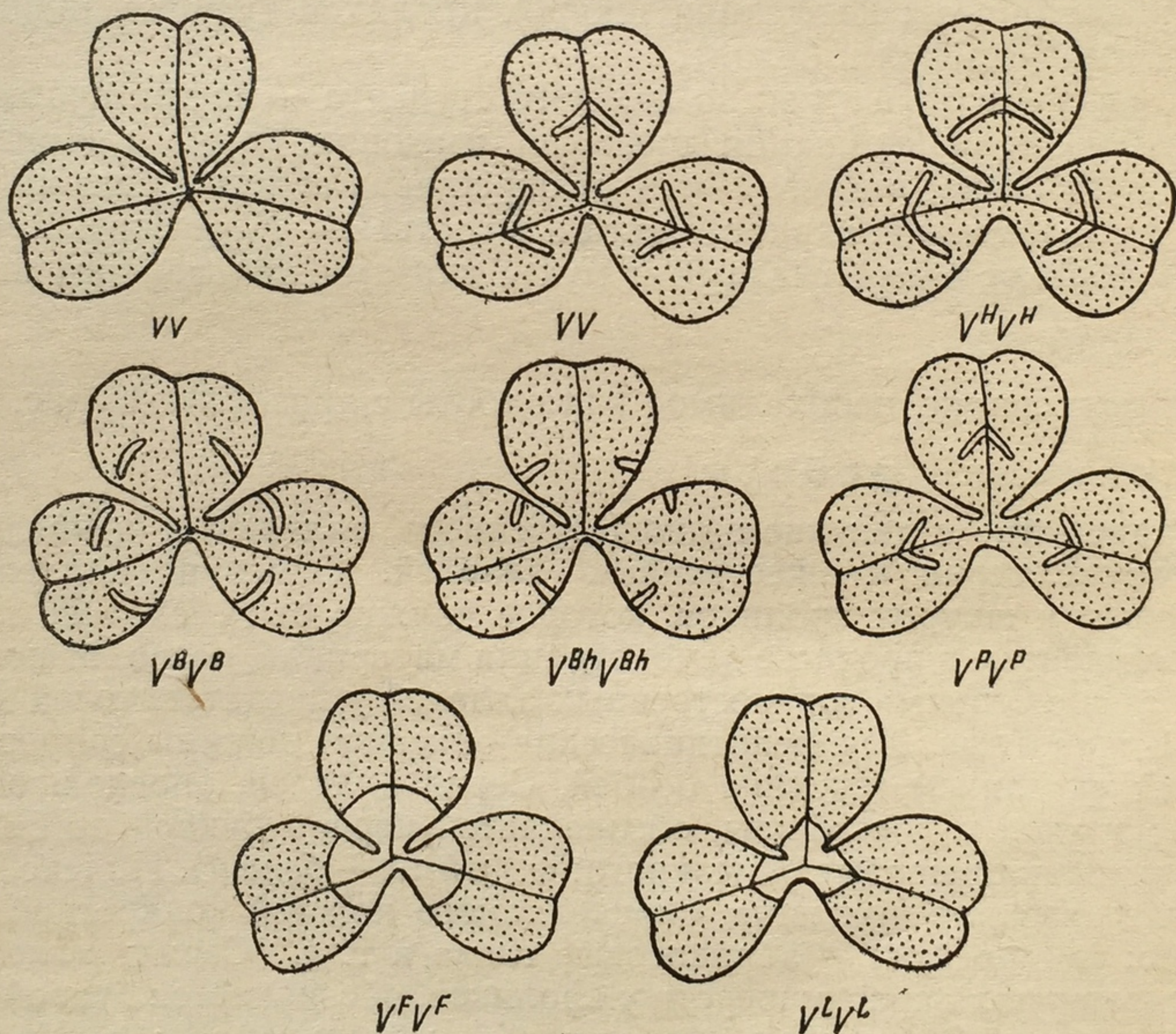


Рис. 30. Схема рисунков седых пятен на листьях белого клевера (*Trifolium repens*) с указанием генотипа:

$vv$  — пятно отсутствует;  $VV$  — сплошное л-образное пятно;  $V^H V^H$  — сплошное высокое л-образное пятно;  $V^B V^B$  — л-образное пятно с разрывом;  $V^B V^H$  — высокое л-образное пятно с разрывом;  $V^P V^P$  — л-образное пятно в центре;  $V^F V^F$  — сплошное треугольное пятно на основании;  $V^L V^L$  — сплошное небольшое треугольное пятно на основании.



вляться в связи с решением вопроса о том, являются ли мутации, обуславливающие белую, абрикосовую и киноварного цвета окраску глаз у дрозофилы, серией множественных аллелей.

Для решения этого вопроса проводят следующие скрещивания мух с разными окрасками глаз:

Абрикосовые глаза  $\times$  Белые глаза  
 Киноварные глаза  $\times$  Абрикосовые глаза  
 Киноварные глаза  $\times$  Белые глаза

Для знакомства с результатами скрещивания необходимо каждому студенту описать окраску глаз у исходных и гибридных мух в каждом типе скрещивания.

Результаты записать в виде схем.

$P$	♀	абрикосовые глаза	$\times$	♂	белые глаза
			↓		
$F_1$		абрикосовые глаза			
$P$	♀	киноварные глаза	$\times$	♂	абрикосовые глаза
			↓		
$F_1$		красные глаза (дикий тип)			
$P$	♀	киноварные глаза	$\times$	♂	белые глаза
			↓		
$F_1$		красные глаза (дикий тип)			

Исходя из полученных результатов, можно заключить, что мутации, определяющие белую и абрикосовую окраски глаз, аллельны, т. е. произошли в одном гене, так как при скрещивании не появилась окраска дикого типа, а появилась окраска одной из скрещиваемых форм. Киноварные глаза определяются мутацией другого гена, неаллельного гену, определяющему белую и абрикосовую окраски, так как при скрещивании появляется новый признак — красная окраска — дикого типа, т. е. имеет место взаимодействие доминантных, неаллельных генов. Те же схемы скрещивания теперь можно переписать, используя символы генов и хромосом (рис. 31).

В первом типе скрещивания аллели гена  $w$  (*white*) локализованы в X-хромосоме, обозначаются они  $w$  для белой окраски и  $w^a$  — для абрикосовой. Это — признаки, сцепленные с полом, поэтому самки имеют две аллели, самцы — одну (см. занятие 7). Мухи  $F_1$  имеют абрикосовую окраску глаз, т. е. такую же, как скрещиваемая самка, значит, эти мутации — аллельны. Во втором типе скрещивания киноварные глаза определяет ген  $sn$  во II хромосоме. У мухи с киноварной окраской глаз этот ген в гомозиготном состоянии. В X-хромосоме они имеют аллель дикого типа гена  $w$ , она обозначается  $w^+$ ; мухи же с абрикосовыми глазами (ген  $w^a$  в X-хромосоме) во II хромосоме обязательно имеют аллель дикого типа гена  $sn$ , которая обозначается  $sn^+$ .

Это же имело место и в первом типе скрещивания. У мух с белыми и абрикосовыми глазами (гены  $w$  и  $w^a$  в X-хромосоме) во II хро-



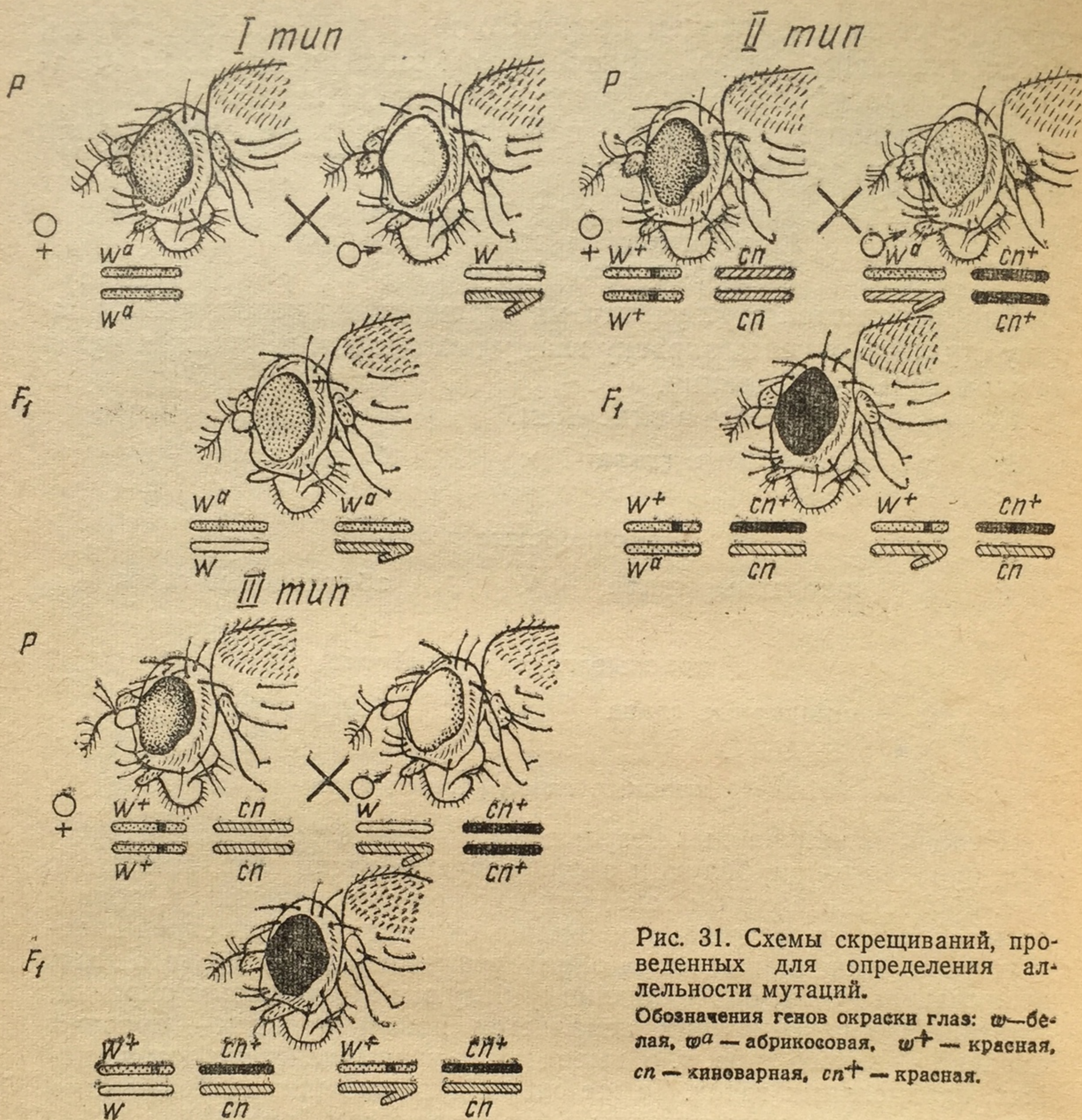


Рис. 31. Схемы скрещиваний, проведенных для определения аллельности мутаций. Обозначения генов окраски глаз:  $w$  — белая,  $w^a$  — абрикосовая,  $w^+$  — красная,  $cn$  — киноварная,  $cn^+$  — красная.

мосоме также были аллели  $cn^+$ . Эти аллели, одинаковые у двух скрещиваемых форм, не отражались на результатах скрещивания, поэтому для простоты не были обозначены. Во втором типе скрещивания обозначение их необходимо. Появление мух с красными глазами, т. е. признака дикого типа, в  $F_1$  говорит о неаллельности мутаций, определяющих абрикосовую и киноварную окраски глаз у мух. Само появление признака дикого типа можно объяснить так: аллель  $w^+$  доминирует над  $w^a$ , а аллель  $cn^+$  — над  $cn$ . Неаллельные гены  $w^+$  и  $cn^+$  взаимодействуют между собой по типу комплементарности и определяют красную окраску глаз (дикого типа).

Если мутации  $w^a$  и  $cn$  неаллельны, а  $w^a$  и  $w$  аллельны, то в третьем типе скрещивания можно ожидать появления мух с красными глазами, что действительно и имело место.



Итак, использование функционального теста позволило решить вопрос об аллельности мутаций, касающихся определения одного и того же признака.

### Вопросы и задачи

1. Напишите возможные генотипы персон с группами крови  $O$ ,  $A$ ,  $B$ ,  $AB$ , если имеет место кодоминирование. Аллели гена обозначаются  $I^O$ ,  $I^A$ ,  $I^B$ .

2. Если у матери группа крови  $A$ , а у отца  $B$ , то какие группы крови могут иметь их дети?

3. У троих детей в семье группы крови  $A$ ,  $B$ ,  $O$ . Какие группы крови могут быть у родителей?

4. Мать имеет группу крови  $A$ , а ребенок —  $B$ , можно ли ему переливать кровь матери?

5. Если мать имеет  $O$  группу крови, а ребенок — группу крови  $A$ , то какие группы крови мог иметь отец?

6. Ребенок имеет группу крови  $AB$ , на него претендуют две пары родителей. В одном случае у отца группа крови  $A$ , а у матери  $B$ , в другом у матери  $AB$ , а у отца  $O$ . Претензия какой пары родителей может быть исключена?

7. Если мать имеет группу крови  $AB$ , а отец —  $B$ , то какие группы крови невозможны для их детей?

8. У мышей существует серия множественных аллелей окраски шерсти. По порядку доминирования аллели можно записать так:  $A^Y$  — желтая;  $A^L$  — агути со светлым брюхом;  $A$  — агути;  $a^t$  — черная с подпалинами,  $a$  — черная. Ген желтой окраски ( $A^Y$ ) летален в гомозиготном состоянии. Определите фенотипы родителей и генотипы и фенотипы потомков от следующих скрещиваний:  $A^Y A^L \times A^Y A$ ;  $A^Y a \times A^L a^t$ ;  $a^t a \times A^Y a$ ;  $A^L a^t \times A a^t$ ;  $A^L A^L \times A^Y A$ ;  $A a^t \times a^t a$ ;  $a^t a \times a a$ ;  $A^Y A^L \times A a^t$ .

9. Если у некоторых животных есть серия из 4-х аллелей в I хромосоме ( $C$ ;  $C^1$ ;  $C^2$ ;  $C^3$ ) и другая серия из 2-х аллелей ( $D$  и  $d$ ) во II хромосоме, то как много различных генотипов в отношении этих двух серий аллелей теоретически возможно в популяции?

10. Если у некоторых растений есть серия из 30 аллелей, определяющих их самостерильность, то как много разновидностей генотипов растений теоретически возможно в популяции?

11. Если у некоторого животного есть серия множественных аллелей в I хромосоме ( $C$ ,  $c^1$ ,  $c^2$ ), состоящая из трех членов, и серия во II хромосоме ( $D$ ,  $d^1$ ,  $d^2$ ), состоящая также из трех членов, то какие генотипы теоретически мыслимы в популяции?

12. Если в популяции камбалы есть серия аллелей, определяющих особенности окраски, состоящая из семи членов ( $P^o$ ,  $P^m$ ,  $P^{mc}$ ,  $P^{sc}$ ,  $P^{so}$ ,  $P^t$ ,  $P$ ), то какие генотипы рыб возможны в этой популяции?

13. Если самка кролика, гибрид от скрещивания альбиноса и черного кролика, скрещивается с самцом горностаевой окраски, то каково будет их потомство?



14. Если самка кролика — гибрид от скрещивания матери с черной окраской шерсти и отца с горностаевой, то каково будет потомство от скрещивания ее с самцом-альбиносом?

15. У дрозофилы мухи дикого типа имеют серую окраску тела, но в результате мутации могут появиться формы с желтой и черной окраской тела. При скрещивании таких мутантных чернотелых самок с желтотелыми самцами в потомстве все мухи серые. Аллельны ли эти мутации? Объясните почему. Напишите схему скрещивания с учетом генов и хромосом.

16. У диких норок окраска шерсти коричневая. Человек создал формы с различными окрасками: белой, серой нескольких оттенков, бежевой, черной и т. д.

При скрещивании алеутской (черной) норки со стальной голубой или с белым хедлюндом получают потомки с окраской меха дикого типа (коричневые). При скрещивании же стальной голубой с белым хедлюндом получают потомки с промежуточной голубой окраской. Определите, мутации каких окрасок аллельны?

17. От скрещивания алеутской (черной) норки со стальной голубой получается гибрид с коричневой окраской меха. Какое потомство получится от этого гибрида, если его скрестить с белым хедлюндом? (См. условие задачи 16.)

18. У пекарских дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae*) есть ауксотрофные формы, не способные синтезировать аденин. При скрещивании двух различных по происхождению ауксотрофов иногда получается диплоидный гибрид-прототроф (признак дикого типа), а иногда — ауксотроф. Что можно сказать об аллельности этих мутаций?

19. Каково эволюционное значение явления множественного аллелизма?

20. При скрещивании пекарских дрожжей, нуждающихся в лизине и аргинине, всегда получают диплоидные гибриды дикого типа — прототрофы. Что можно сказать об аллельности этих мутаций?

## ЗАНЯТИЕ 11

**Тема.**

**Мутационная изменчивость. Хромосомные перестройки.**

Как уже было отмечено, к мутационным изменениям относятся хромосомные мутации. Их природа состоит в изменении структуры хромосом (хромосомные перестройки или аберрации). Они делятся на две группы: меж-

хромосомные и внутривхромосомные.

К межхромосомным перестройкам относятся транслокации. Это перестройки, связанные с прикреплением участка одной хромосомы к другой, не гомологичной ей. Фенотипическое проявление транслокации чаще всего связано с изменением жизнеспособности (ослабление) и плодовитости (уменьшение). В гомозиготном состоянии они часто летальны. Генетические методы обнаружения транслокаций основаны на анализе изменений групп сцепления: гены, наследовавшиеся независимо, начинают наследоваться сцепленно. Цито-



генетически транслокацию в гетерозиготном состоянии легко идентифицировать по характеру фигур конъюгирующих хромосом в мейозе или на гигантских хромосомах (рис. 32, табл. VII, А).

Внутрихромосомные мутации делят на три группы: инверсии, нехватки и дупликации. Инверсии — перевертывание участка хромосом на  $180^\circ$ . Фенотипическое проявление инверсии в гомозиготном состоянии часто связано с летальным эффектом. Генетически инверсия проявляется, прежде всего, как запираТЕЛЬ кроссинговера, так как образующиеся в результате одинарного кроссинговера хромосомы — дицентрические и ацентрические — элиминируют. Цитогенетически она хорошо обнаруживается в гетерозиготе на гигантских хромосомах по необычному характеру конъюгации: инвертированная хромосома образует петлю (рис. 33, табл. VII, Б). Нехватки бывают или внутренних участков хромосом (делеции), или концевых (дефишенсы). Их фенотипическое проявление часто связано с летальным эффектом в гомозиготном состоянии. Нелетальны в гомозиготе лишь очень малые потери — микроделеции. Представляет интерес появление новых признаков в результате возникновения нехваток. Как правило, они доминантны. Так, у дрозофилы нехватка участка X-хромосомы — мутация Notch — приводит к образованию вырезки на крыле. Очень часто наблюдается плейотропное действие нехваток: кроме появления нового признака, понижается жизнеспособность и плодовитость особей. Генетически нехватки обнаруживаются по проявлению рецессивных генов в гетерозиготе.

Цитогенетически они идентифицируются в гигантских хромосомах по образованию своеобразных петель (рис. 34, табл. VII, В) или при анализе анафазных картин в митозе. Фрагменты — куски хромосом, лежащие на экваторе клетки, — есть не что иное, как делетированные участки хромосом. Мосты в анафазе, т. е. соединенные между собой хромосомы, — образования, приводящие при делении клетки к потере участков или целых хромосом (табл. VIII, А).

Для перечисленных перестроек хромосом характерно, что они могут быть легко идентифицированы цитогенетически на гигантских хромосомах; к тому же генетически могут быть обнаружены как летальные мутации, т. е. мутации, вызывающие гибель особей.

Дупликации — умножение одноименных локусов в пределах одной хромосомы. Одним из механизмов их возникновения служит неравный кроссинговер, т. е. кроссинговер, при котором гомологичные хромосомы обмениваются неодинаковыми по размеру участками. Фенотипически дупликации проявляются в возникновении новых признаков, например полосковидный глаз (Bar) у дрозофилы; генетически могут проявиться в появлении исходных форм, т. е. форм с одиночной дозой гена. Цитогенетически удвоение можно идентифицировать на гигантских хромосомах при тщательном анализе их рисунка.

При всех типах перестроек хромосом изменяется лишь положение генов в хромосомах и только в случае дупликации и делеции



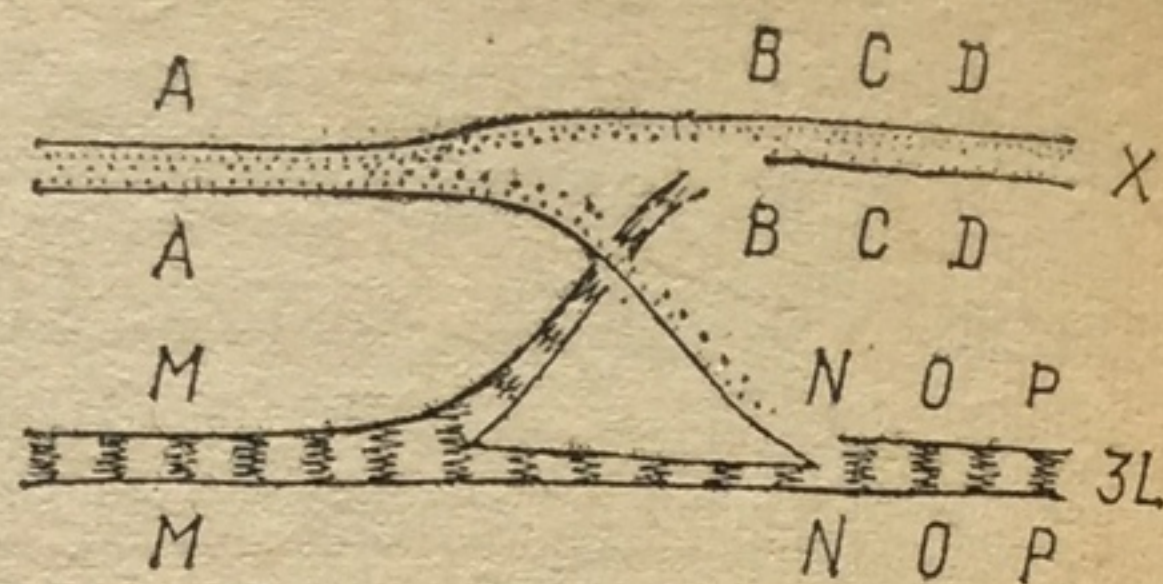
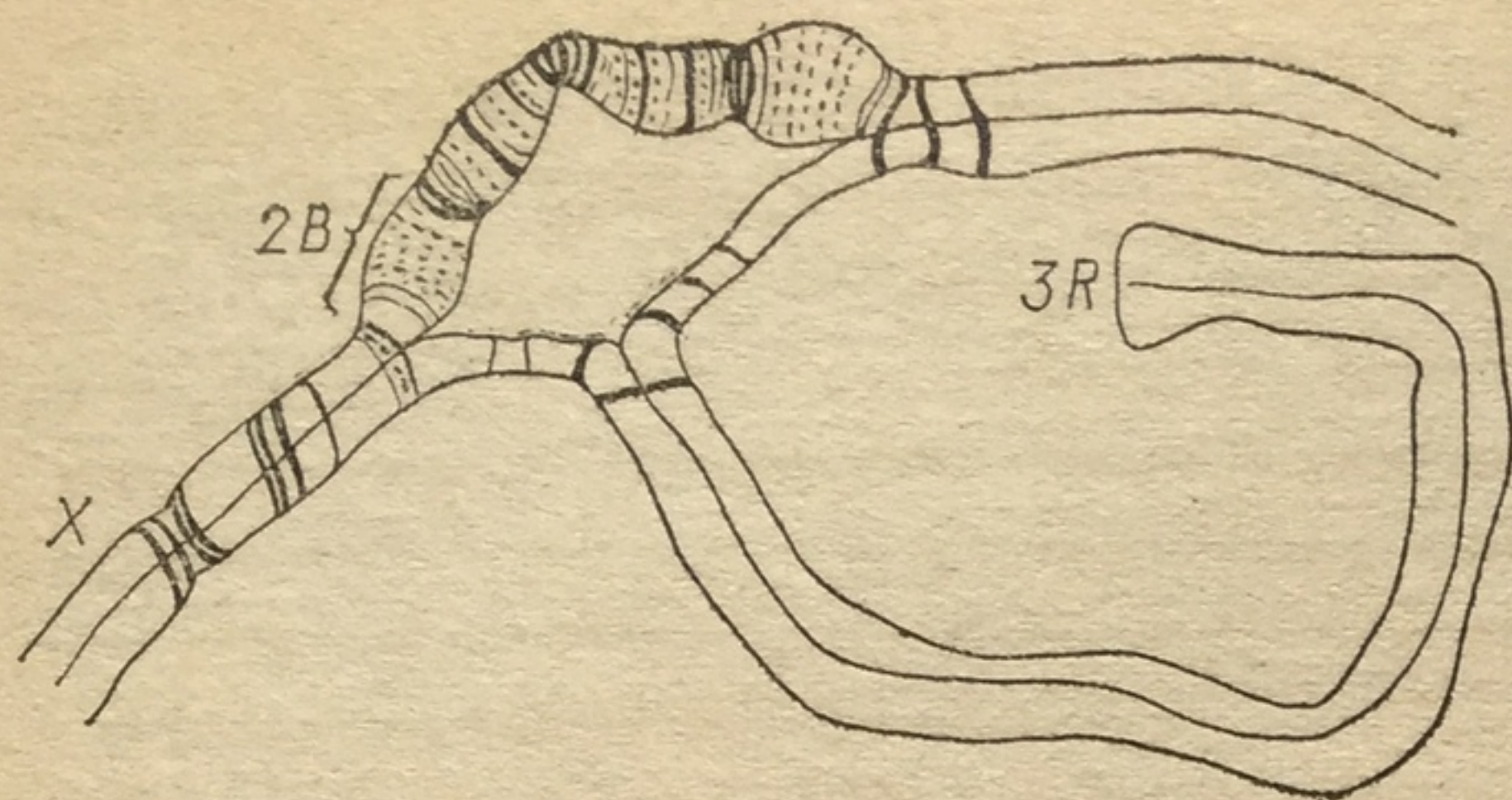


Рис. 32. Участок гигантских хромосом слюнных желез дрозофилы при наличии транслокации в гетерозиготном состоянии (схемы). (См. табл. VII, А.)

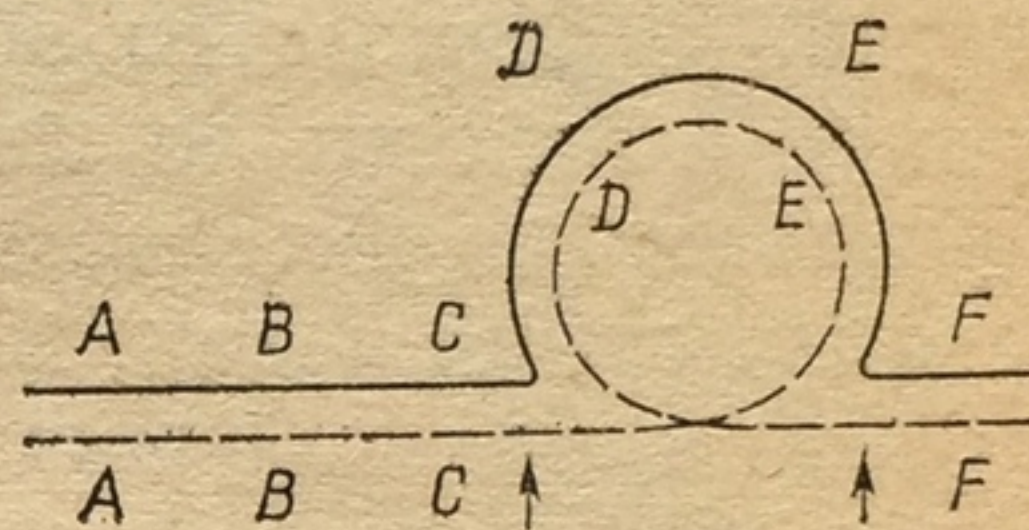
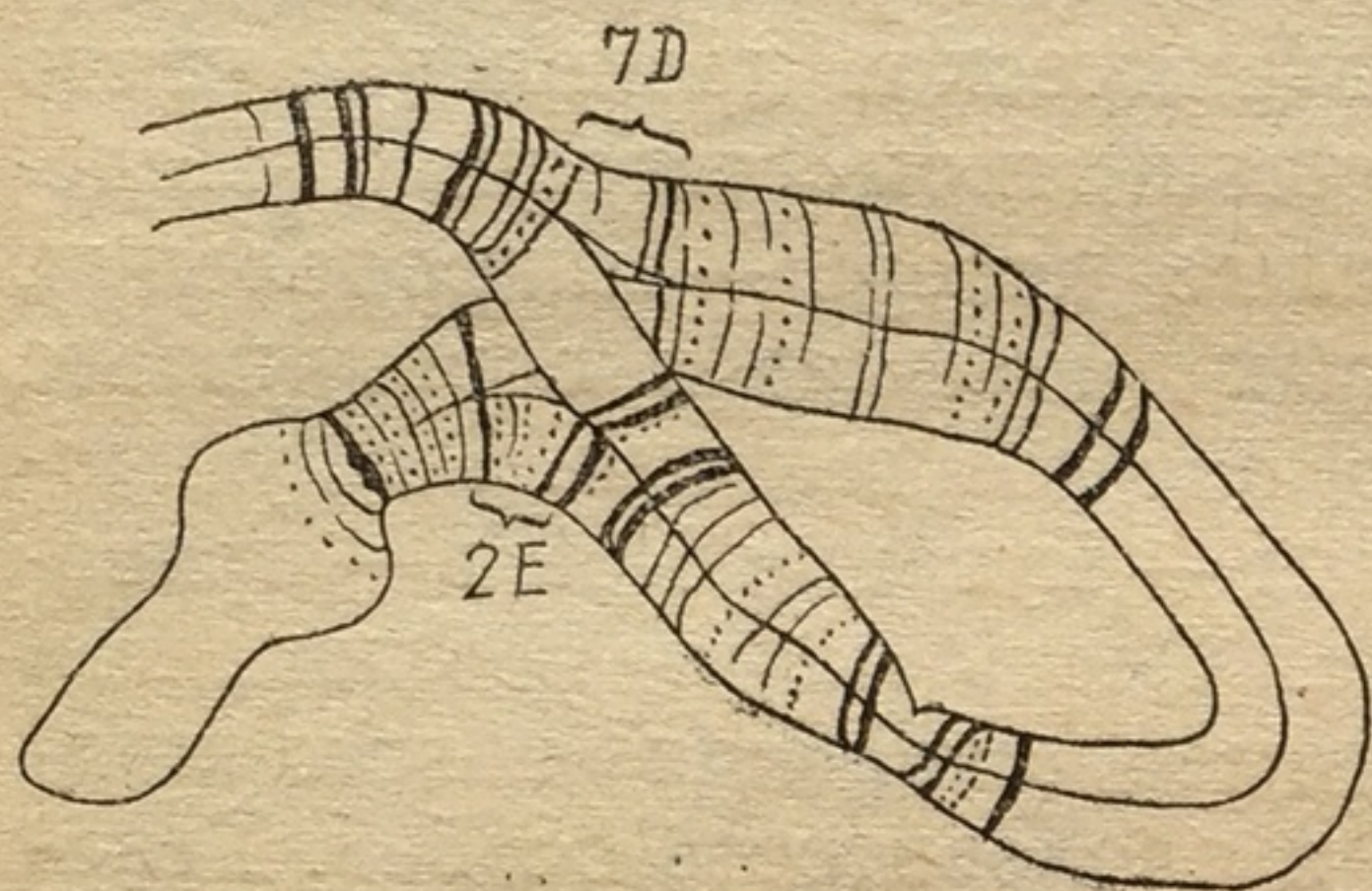


Рис. 33. Участок гигантской хромосомы слюнных желез дрозофилы при наличии инверсии в X-хромосоме в гетерозиготном состоянии (схемы). Указаны места разрывов. (См. табл. VII, Б.).

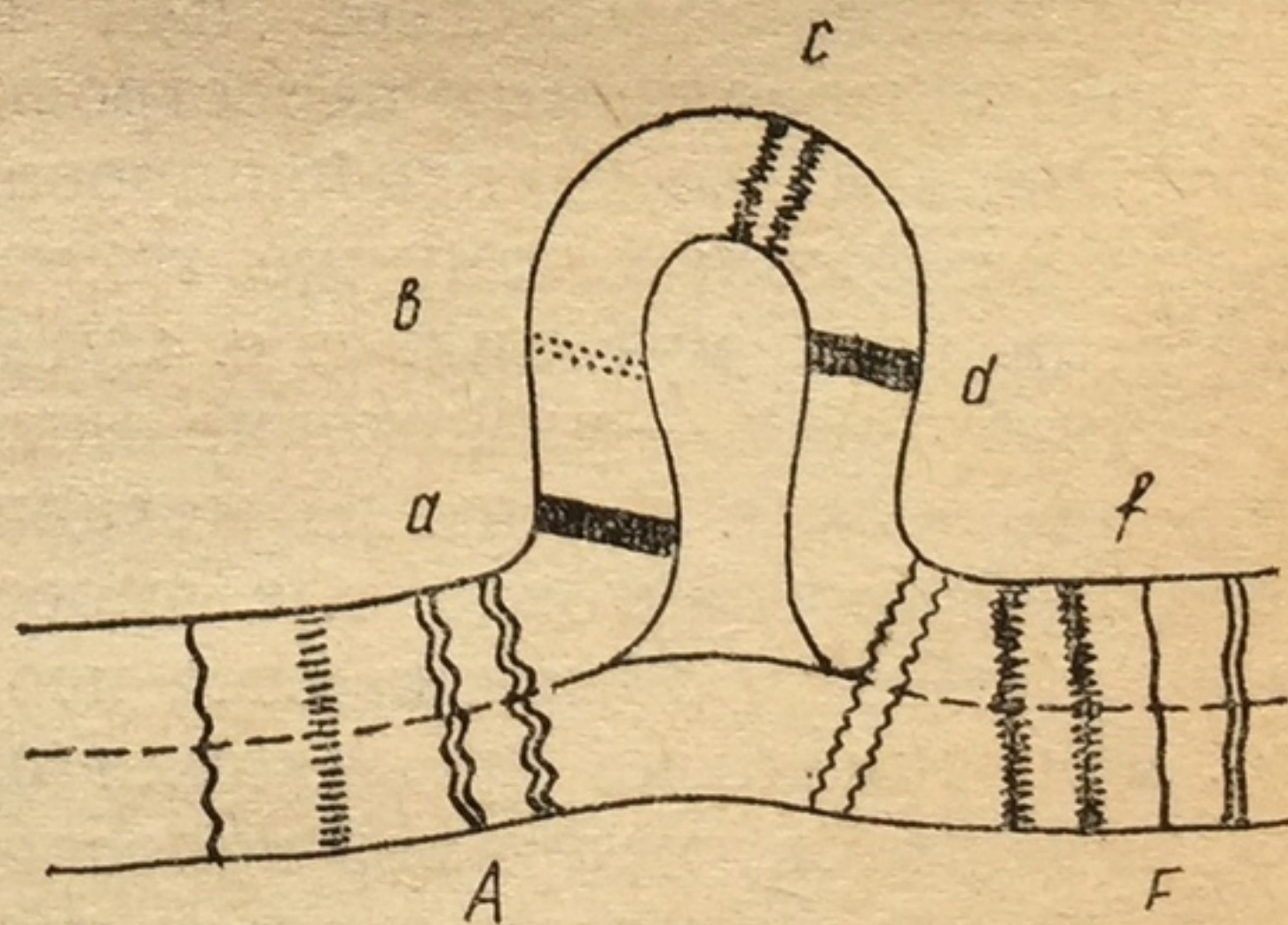
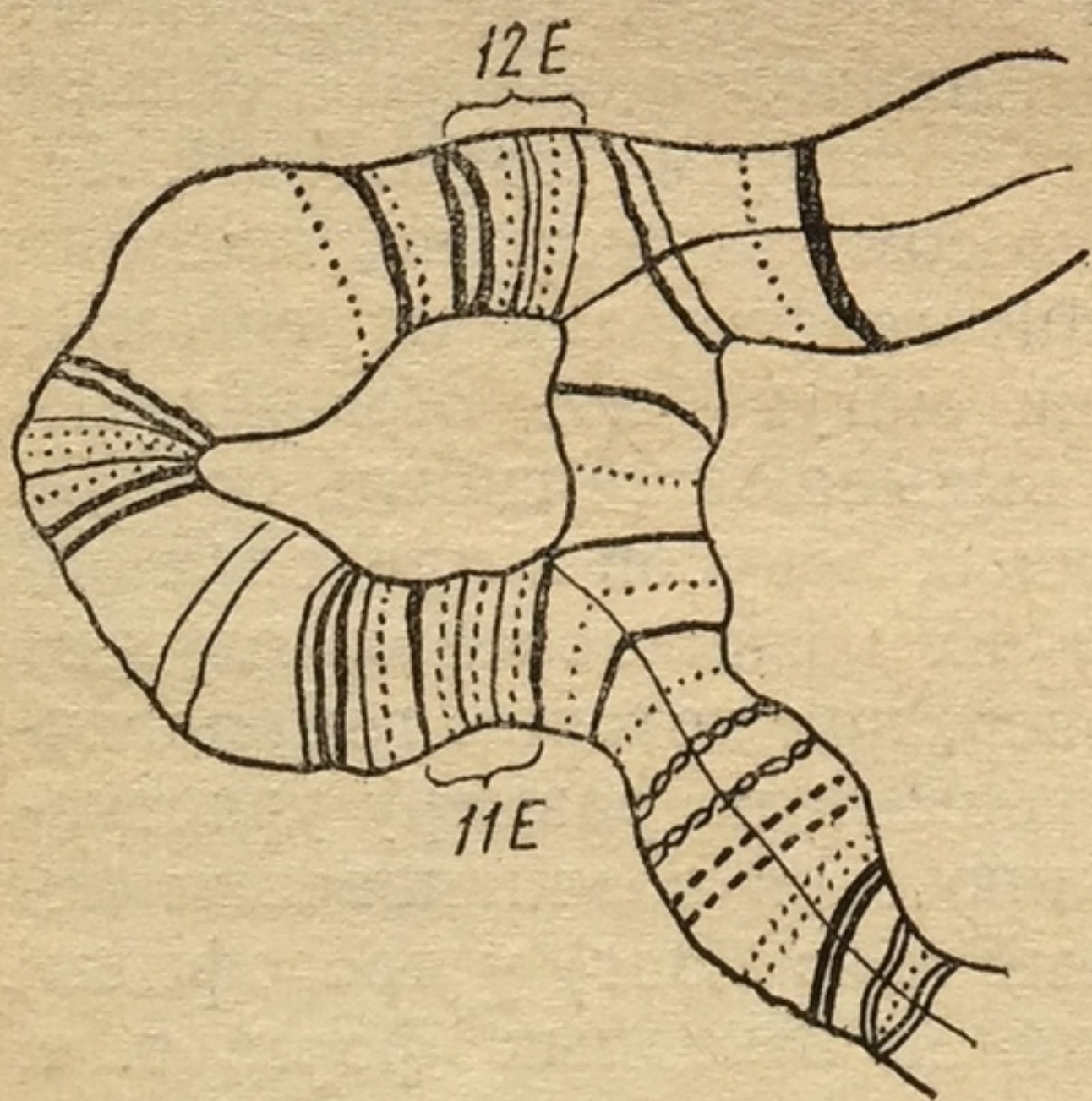


Рис. 34. Участок гигантской хромосомы слюнных желез дрозофилы при наличии крупной нехватки в гетерозиготном состоянии (схемы). (См. табл. VII, В.)

изменяется их  
типический эффект  
явление, получа  
роль системы г

Цель занятия  
Знакомство  
ленных с поло  
цитогенетическ  
хромосомах.

Материал  
Живые о  
«Мёллер-5» (М  
20—30 пробир  
скрещивания ге  
глазами самца

Оборудован

Оборудован  
и для получени  
ных желез дро

Выполнени

Схема мето  
возникновения  
ций. Каждый с  
(М-5). Этот м  
ных мутаций в

Линия-тесто  
метода), имеет  
видные глаза,  
(scute) — бесц

В X-хромос  
охватывающая  
три первой. На  
ствие переком  
возникших лет  
благодаря «за  
точный учет ча

Генотип

sc st B J  
sc st B J



изменяется их число, а сами гены могут и не изменяться, но фенотипический эффект перестроек обязателен. Это очень интересное явление, получившее название «эффект положения», демонстрирует роль системы генотипа в определении признаков.

### Цель занятия

Знакомство с генетическим методом обнаружения и учета сцепленных с полом рецессивных летальных мутаций у дрозофилы и с цитогенетическим методом анализа таких мутаций на гигантских хромосомах.

### Материал

Живые объекты: культуры  $F_2$  от скрещивания самок линии «Мёллер-5» (М-5) и облученных самцов дикого типа из расчета по 20—30 пробирок на каждого студента; 4—5-дневные личинки от скрещивания гетерозиготных по летальным мутациям самок с белоглазыми самцами.

### Оборудование

Оборудование, необходимое для работы с дрозофилой (рис. 41) и для получения временных препаратов гигантских хромосом слюнных желез дрозофилы (см. занятие 1).

### Выполнение работы

Схема метода «Мёллер-5» для обнаружения и учета частоты возникновения сцепленных с полом рецессивных летальных мутаций. Каждый студент должен записать схему метода «Мёллер-5» (М-5). Этот метод создан для обнаружения возникающих летальных мутаций в X-хромосоме с помощью генетического анализа.

Линия-тестор, синтезированная Г. Мёллером (откуда и название метода), имеет X-хромосомы, маркированные  $B$  (*Bar*) — полосковидные глаза,  $w^a$  (*white apricot*) — абрикосового цвета глаза,  $sc$  (*scute*) — бесщетинковые. Вот почему этот метод иногда называют также методом *Basc*.

В X-хромосоме имеются две инверсии:  $sc^{SI}$  — крупная инверсия, охватывающая почти всю хромосому, и  $InS$  — малая инверсия внутри первой. Наличие инверсий в линии-тесторе обеспечивает отсутствие рекомбинаций, т. е. сохранение всех генов, в том числе и возникших летальных мутаций в той хромосоме, где они появились благодаря «запиранию» кроссинговера, и тем самым обеспечивает точный учет частоты возникающих летальных мутаций.

Генотип самок М-5

$$\frac{sc^{SI} B In S w^a sc^B}{sc^{SI} B In S w^a sc^B}$$

Генотип самцов

$$\frac{sc^{SI} B In S w^a sc^B}{sc^{SI} B In S w^a sc^B}$$



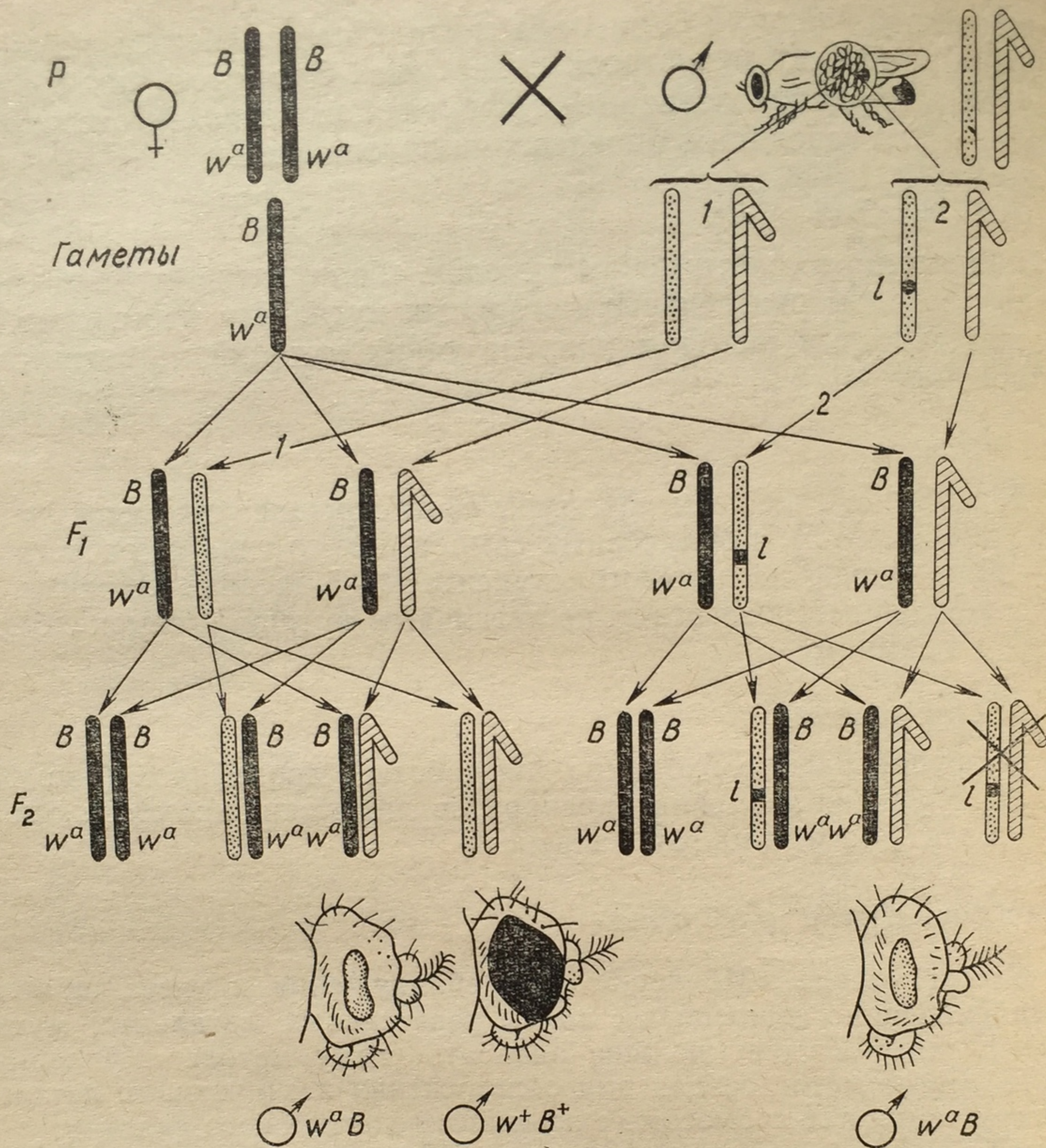


Рис. 35. Метод обнаружения рецессивных сцепленных с полом летальных мутаций у дрозофилы (метод М-5):

1 — результаты скрещивания в случае отсутствия летальной мутации в X-хромосоме спермы самца; 2 — то же в случае ее наличия. Обозначения генов:  $B$  — полосковидные глаза;  $w^a$  — глаза абрикосового цвета.

В данном случае инверсии в гомозиготном состоянии нелетальны. Возникновение мутаций можно изучать у самцов из линий дикого типа (рис. 35). На схеме обозначены только гены-маркеры, т. е. гены, определяющие фенотипы особей.

В случае отсутствия летальных мутаций (рис. 35, 1) в  $F_2$  получаются два сорта самок и два сорта самцов: самки по фенотипу М-5, т. е. с полосковидными глазами абрикосового цвета, и самки с полосковидными глазами красного цвета; самцы М-5 и дикого типа.



Если в сперматозоиде самца возникла летальная мутация (рис. 35, 2), так же как и в предыдущем случае, в  $F_2$  получаются два сорта самок, но в отличие от предыдущего случая — только один сорт самцов. Они имеют абрикосового цвета полосковидные глаза (М-5). Самцы с фенотипом дикого типа не появляются, так как летальная мутация здесь находится в гемизиготном состоянии и вызывает их гибель. Отсутствие самцов дикого типа и говорит о наличии мутации.

**Учет частоты возникновения летальных мутаций.** Учет частоты возникающих летальных мутаций ведется на основании анализа результатов скрещивания облученных самцов дикого типа с самками из линии «Мёллер-5». Просматриваются пробирки  $F_2$  (см. рис. 35) для установления наличия в них мух разных фенотипических классов. Если в пробирке, кроме двух типов самок, есть еще два типа самцов, то такую культуру следует считать нормальной. Если в пробирке, кроме двух типов самок, есть только один тип самцов (отсутствуют самцы дикого типа), то такую культуру следует отнести к числу летальных. Просмотр можно вести сквозь стекло стаканчика, не эфиризируя мух. Те культуры, которые должны быть отнесены к числу летальных, необходимо наркотизировать (см. занятие 4) и просматривать на стекле всех мух с помощью лупы, чтобы не ошибиться. Каждый студент просматривает по 20—30 пробирок. Затем учет можно вести по данным всей группы. Результаты записать в таблицу (табл. 20):

Таблица 20

Всего культур в $F_2$	В т. ч. летальных мутаций <sup>1</sup>	Частота летальных мутаций (в %)
425	26	$\frac{26 \cdot 100}{425} = 6,1$

<sup>1</sup> Число культур, не содержащих самцов дикого типа. Если встретятся пробирки с единичными самцами дикого типа (по 2—3 шт.), то их можно не учитывать, так как для их идентификации необходимо получение  $F_3$  (это могут быть семилетали, или полуметали).

Частота возникновения летальных мутаций обычно выражается в процентах. Для того чтобы составить представление о частоте возникающих мутаций в каких-то условиях, необходимо не только знать частоту мутаций в одном конкретном опыте, но и рассчитать пределы, в которых она может случайно колебаться. Такой расчет можно сделать с помощью ошибки процента:

$$m\% = \pm \sqrt{\frac{f\% \cdot (100 - f\%)}{n}},$$

где  $m\%$  — ошибка процента,  $f\%$  — частота мутаций в опыте, а  $n$  — число культур.



В приведенном примере это будет:

$$m\% = \pm \sqrt{\frac{6,1(100,0 - 6,1)}{425}} = \pm 1,2\%.$$

Это значит, что в аналогичных условиях опыта частота летальных мутаций может быть не обязательно 6,1%, а может случайно колебаться в пределах  $6,1 \pm 2 \times 1,2\%$ , т. е. от 3,7 до 8,5%. Этот прогноз справедлив в 95 случаях из 100, т. е. только в 5 случаях из 100 процент мутаций может быть меньше 3,7% и больше, чем 8,5%.

**Приготовление и анализ временных препаратов гигантских хромосом слюнных желез дрозофилы с целью идентификации хромосомных перестроек.** Препараты готовят из слюнных желез личинок в возрасте 4—5 дней по методике, описанной в занятии 1. Каждый студент готовит 3—5 препаратов и просматривает их под микроскопом.

Для установления генотипической природы летальных мутаций необходим цитогенетический анализ, а для его осуществления нужно иметь личинок особей, гетерозиготных по этим мутациям, чтобы приготовить препарат гигантских хромосом из слюнных желез. В пробирках, в которых только что было установлено наличие летальных мутаций, были особи (самки), гетерозиготные по этим мутациям (рис. 35, 2), однако они в стадии имаго и для цитогенетического анализа не годятся. Поэтому для получения материала, необходимого для цитогенетического анализа, гетерозиготных по летальной мутации самок предварительно скрещивают с самцом, имеющим нормальную X-хромосому, но несущим ген *white*. Этот ген обладает плейотропным действием: он определяет белую окраску глаз у мух и белые (неокрашенные) мальпигиевы сосуды. Это необходимо для определения среди личинок нужного типа самок. Результаты скрещивания:

$$\begin{array}{l} \text{♀ } \frac{so^{SI} B J n S w^a s c^8}{+ \quad + l} \times \text{♂ } \frac{w}{\quad} \\ \text{♀ } \frac{sc^{SI} B J n S w^a s c^8}{w} \quad \left( \frac{++l}{w} \right) \text{♂ } \frac{sc^{SI} B J n S w^a s c^8}{\quad} \quad \frac{++l}{\quad} \end{array}$$

Для анализа нужно отобрать среди личинок особей, несущих летальную мутацию в гетерозиготном состоянии. Это будет только один класс самок (обведены кружком). Их узнают по цвету мальпигиевых сосудов. Мальпигиевы сосуды у таких личинок окрашенные (желтые), так как доминирует аллель дикого типа в отличие от самок другого генотипа:  $w^a/w$  и самцов —  $w^a$ , имеющих неокрашенные, белые мальпигиевы сосуды. Мальпигиевы сосуды хорошо вид-



ны под лупой в виде двух тяжей, проходящих вдоль тела в задней трети личинки с брюшной стороны.

Из отобранных личинок готовят препараты и просматривают с целью идентификации хромосомных aberrаций.

Необходимо помнить, что метод М-5 позволяет учитывать все возникающие летальные мутации независимо от их генетической природы, т. е. не только aberrации хромосом, но и генные мутации.

Для идентификации типов перестроек хромосом нужен определенный навык, поэтому при цитогенетическом анализе следует лишь выделить суммарно группу летальных мутаций, обусловленных крупными aberrациями хромосом, и группу без видимых цитологических нарушений. Это сделать легко, так как крупные транслокации, инверсии и нехватки в гетерозиготном состоянии в гигантских хромосомах образуют петлеобразные фигуры. При их образовании политенная хромосома обязательно раздваивается (рис. 32—34, табл. VII). Препараты, содержащие перестройки хромосом, необходимо зарисовать каждому студенту.

### Вопросы и задачи

1. Красноглазая самка *Notch* при скрещивании с белоглазым нормальнокрылым самцом дает потомство, состоящее из белоглазых *Notch* самок и красноглазых нормальнокрылых самок и самцов. Каково будет потомство от скрещивания белоглазой самки *Notch* из  $F_1$  с красноглазым самцом?

2. Расу 1, гомозиготную по сцепленным генам *A, B, C, D* и *E*, скрещивают с расой 2, гомозиготной по рецессивным аллелям этих генов. При возвратном скрещивании особей  $F_1$  с гомозиготной рецессивной формой оказывается, что они образуют только четыре типа гамет: *ABCDE*, *ABCDe*, *abcdE* и *abcde*. Объясните этот случай наследования.

3. В одной из хромосом сперматозоида человека есть нехватка. Индивид, получивший эту хромосому, становится аномальным. Какие типы потомков и в какой пропорции может произвести этот индивид?

4. Ребенок с синдромом Дауна имеет 46 хромосом вместо 47, постоянно обнаруживаемых при этой болезни (лишняя хромосома № 21). Исследование кариотипа показало, что одна из его хромосом № 15 длиннее обычной. У матери больного, а также у тетки и бабушки по материнской линии (с нормальной конституцией) обнаружено 45 хромосом с удлинённой хромосомой № 15. Чем можно объяснить наблюдаемые в этой семье явления?

5. Если зигота человека имеет лишнюю хромосому № 21, то из нее развивается ребенок с болезнью Дауна; если в зиготе не хватает одной хромосомы № 21, то она гибнет (спонтанный аборт). Мать имеет 45 хромосом, так как одна из хромосом № 21 транслоцирована на 15 (это можно изобразить как 15/21), а отец нормаль-



ный (имеет две хромосомы 15 и две 21). Какие по генотипу могут образоваться зиготы у этих родителей и какова дальнейшая судьба этих зигот?

6. В облученной рентгеновскими лучами культуре лейкоцитов периферической крови человека наблюдаются дицентрические хромосомы и ацентрические фрагменты. Как можно представить их происхождение?

7. При облучении клеток человека *in vitro* в анафазе наблюдаются мосты. О чем говорит их образование?

8. У кукурузы гены во II хромосоме расположены в следующем порядке: ген, определяющий белую обертку, затем ген, определяющий блестящие листья, затем — опушенность, затем — перикарп шоколадного цвета. В одной из линий было найдено, что порядок этих генов другой: белая обертка, опушенность, блестящие листья и шоколадного цвета перикарп. Чем можно объяснить это явление?

9. У другой линии кукурузы (см. задачу 8) было найдено, что гены, определяющие опушенность и шоколадного цвета перикарп, были сцеплены с группой генов, которые локализованы в III хромосоме. Объясните, как это могло случиться.

10. Цитологическое исследование мейоза у некоторых растений кукурузы показало, что хромосомы IV и V образуют кольцо в центре клетки. Чем можно объяснить такую необычную конъюгацию этих хромосом?

11. Изобразите конъюгацию следующих хромосом:

$$\frac{1.2.10.9.8.7.6.5.4.3.11.12}{1.2.3.4.5.6.7.8.9.10.11.12} \quad (\text{номера́ми обозначены гены}).$$

12. Изобразите конъюгацию следующих хромосом:

$$\frac{1.2.3.4.5.6.7.8.9.}{1.2.3.6.7.8.9.} \quad (\text{номера́ми обозначены гены}).$$

13. Изобразите конъюгацию следующих хромосом:

$$\frac{1.2.3.4.5.6.7.8.9.10.11.12}{1.2.3.4.5.6.7.7.7.7.8.9.10.11.12} \quad (\text{номера́ми обозначены гены}).$$

14. Аллель  $bb^1$  гена *bobbed* (уменьшенные щетинки) (X-хромосома) у дрозофилы летальна в гомозиготном состоянии. В Y-хромосоме самца всегда присутствует доминантная аллель дикого типа. Каково будет соотношение полов в потомстве при скрещивании гетерозиготных по этому гену родителей?

15. Назовите внутри- и межхромосомные перестройки.

16. На каких объектах удобно изучать хромосомные перестройки цитологическими методами?

17. Какие цитологические картины характерны для гигантских хромосом слюнных желез двукрылых насекомых, если имеют место в одной из хромосом: инверсия? дупликация? потеря участка? Нарисуйте схемы.



18. Нарисуйте схему конъюгации гигантских хромосом слюнных желез двукрылых насекомых, если имеет место транслокация между двумя хромосомами.

19. Какие генетические явления могут служить показателями наличия в генотипе инверсии в гетерозиготном состоянии?

20. Какие генетические явления могут говорить о наличии транслокации хромосом в генотипе?

## ЗАНЯТИЕ 12

Тема.

**Геномные мутации  
(полиплоидия).**

Геномные мутации, состоящие в кратном гаплоидному увеличении числа хромосом, называются полиплоидией. Организмы, развившиеся из полиплоидных клеток, называются полиплоидами. В зависимости от числа гаплоидных наборов в кариотипе, полиплоиды получают свое название. Так, организмы, имеющие  $3n$ , называют триплоидами,  $4n$  — тетраплоидами,  $6n$  — гексаплоидами и т. д.

Не останавливаясь на причинах, приводящих к полиплоидии, отметим лишь, что полиплоидные формы встречаются часто в природе. Особенно много полиплоидов среди растений, очень редко они встречаются у животных. Полиплоиды могут быть получены искусственно. Полиплоидия, как всякие другие мутационные изменения, связана с фенотипическим эффектом, благодаря чему искусственные полиплоиды с признаками, полезными человеку, широко используются в селекции.

Различают автополиплоиды, т. е. полиплоиды, возникающие на основе умножения геномов одного вида, и аллополиплоиды, т. е. полиплоиды, возникающие при умножении гибридного генома, т. е. геномов разных видов. Они различаются по своим свойствам. У автополиплоидов резко нарушен мейоз, так как, кроме бивалентов, образуются поливаленты (или мультиваленты) и униваленты. Это приводит к образованию гамет с числом хромосом, не кратным гаплоидному и поэтому с несбалансированным генотипом, а следовательно, неполноценных, обладающих пониженной оплодотворяющей способностью. Это снижает плодовитость полиплоидов. Но даже если образуются жизнеспособные гаметы, то в потомстве гетерозиготных полиплоидов резко изменяется характер расщепления.

Аллополиплоиды возникают в процессе гибридизации, и их значение очень велико, так как они используются для преодоления бесплодия отдаленных гибридов. У диплоидных отдаленных гибридов нет гомологичных хромосом и условий для конъюгации, а значит, нарушен мейоз, т. е. образуются несбалансированные, а потому нежизнеспособные гаметы. Если в потомстве такого гибрида образуются отдельные нередуцированные гаметы, т. е. гаметы, содержащие полный набор хромосом, и происходит оплодотворение, то образуется зигота с четырьмя наборами хромосом. Из нее развивается тетраплоид, содержащий два набора ( $2n$ ) хромосом одно-



го вида и два набора ( $2n$ ) хромосом другого вида. Такие полиплоиды называют аллотетраплоидами или амфидиплоидами. У амфидиплоида процесс конъюгации гомологичных хромосом идет нормально и образуются нормальные гаметы. Получение амфидиплоидов представляет собой метод преодоления бесплодия отдаленных гибридов. Амфидиплоидия — это частный случай аллополиплоидии. В других случаях аллополиплоиды могут быть стерильными. Так, если один вид имеет  $2n=14$  хромосом и другой —  $2n=14$  хромосом и их скрещивают, то, если один из них образует гамету с нередуцированным числом хромосом (14), а другой нормальную (7), то образовавшаяся зигота будет иметь 21 хромосому. Это будет аллополиплоид — триплоид. В мейозе у триплоида образуется 7 бивалентов (гомологичные хромосомы одного вида) и 7 унивалентов (хромосомы другого вида). Последние будут распределяться к полюсам случайно, а значит, будут образовываться гаметы с несбалансированным числом хромосом. Такие гаметы, как говорилось уже выше, нежизнеспособны или дают начало нежизнеспособным зиготам, т. е. делают триплоид стерильным.

В этом автополиплоиды и триплоидные аллополиплоиды сходны.

### Цель занятия

Знакомство с фенотипическим эффектом полиплоидии, с кариотипами полиплоидных форм, с мейозом и с особенностями наследования у автополиплоидов.

### Материал

Коллекции, препараты: коллекция полиплоидных форм гербарий ржи (*Secale cereale*) диплоидной и тетраплоидной; полиплоидных рядов пшениц (*Triticum*) и земляник (*Fragaria*); постоянные цитологические препараты кариотипов ржи разной плоидности, препараты мейоза у ржи и препараты пыльцы тех же форм.

### Оборудование

Микроскопы, окуляр-микрометры.

### Выполнение работы

Описание коллекции полиплоидных форм и полиплоидных рядов. Знакомство с фенотипическим проявлением полиплоидии удобно начать на примере искусственно полученных в практической селекции форм. Гербарий диплоидной и тетраплоидной ржи хорошо демонстрирует различия форм одного вида, но разной плоидности. Тетраплоидное растение характеризуется более толстой соломиной, более широкими и грубыми листьями, менее кустисто, зерно более крупное и тяжелое (масса 1000 зерен 55—56 г, а у диплоидной формы того же сорта лишь 29—30 г). Если обратить внимание на ниж-





Рис. 36. Диплоидное (слева) и тетраплоидное (справа) растения ржи.

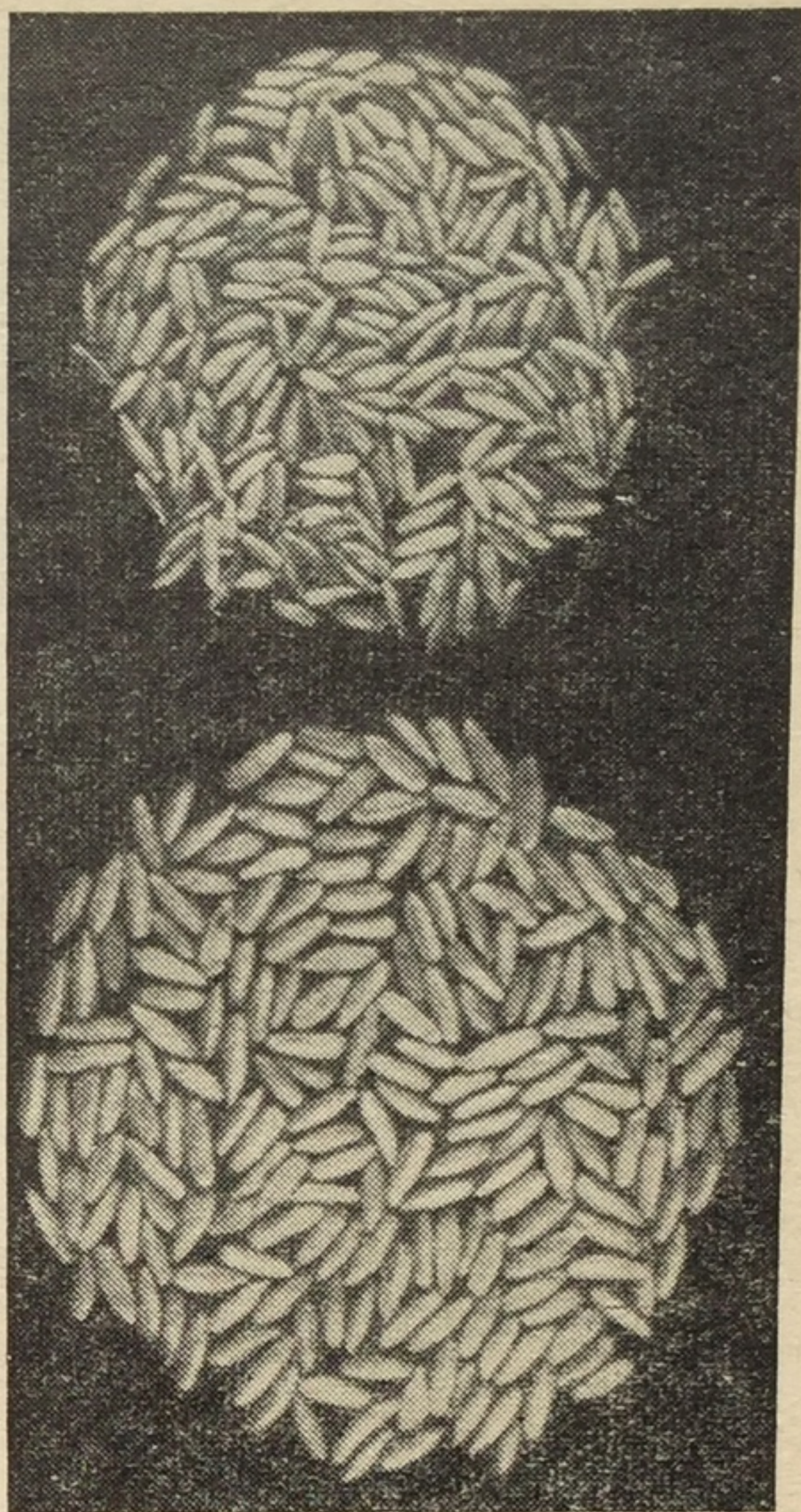


Рис. 37. Семена диплоидной (вверху) и тетраплоидной (внизу) ржи.

ние колоски в колосе, то можно заметить, что у тетраплоидных форм они опадают. Если сохранились зерна в колосе, то можно убедиться, что завязываемость семян у тетраплоида ниже (она составляет 60—70%, а у диплоида — 80—90%) (рис. 36, 37). Однако не всегда полиплоидизация приводит к однозначным изменениям в фенотипе. Это полезно помнить при дальнейшем знакомстве с коллекцией полиплоидных форм. Описание всех демонстрируемых полиплоидных форм обязательно вести каждому студенту.

В роде *Fragaria* можно демонстрировать естественный полиплоидный ряд, т. е. группу родственных видов, у которых наборы хромосом составляют ряд с возрастающим числом хромосом, кратным основному. *Fr. vesca* L. — земляника лесная, диплоидная форма. Имеет небольшой куст, листья мягкие, тонкие, опушенные сверху, цветки гермафродитные. Ягода мелкая, очень ароматная. *Fr. moschata* Duch — клубника, гексаплоид. Первая была введена в культуру, но в связи с целым рядом особенностей довольно скоро была заменена другим видом. Этому, прежде всего, способствовали такие отрицательные свойства, как однополость цветка (можно случайно посадить только мужские растения). Ягода ароматная, средних размеров, очень нежная, нетранспортабельна. Куст клубники более крупный, чем у *Fr. vesca*. Листья гофрированные, матовые, опушенные.

С 1930 г. клубнику заменила в производстве другая форма — *Fr. ananassa* Duch — земляника садовая, октоплоид. Куст очень



крупный, листья зеленые, слегка опушенные сверху или даже неопушенные. Цветки гермафродитные. Ягода очень крупная.

На примере этого ряда видно, что при увеличении плоидности увеличивается размер ягоды (разросшееся цветоложе), но этот параллелизм относительный. Так, *Fr. glauca* ( $8n$ ) имеет 56 хромосом, но очень мелкую ягоду. Мелкая ягода и у другой формы *Duchesnea indica* ( $12n$ ).

Все продемонстрированные формы земляник — естественные полиплоиды, встречающиеся в природе. Но можно получить и искусственные полиплоиды от вида *Fr. vesca*, используя широко распространенный метод обработки семян колхицином. Сравнение диплоидных и полученных от них тетраплоидных форм представляет большой интерес для анализа роли дозы гена в формировании признака. Тетраплоидные линии сохраняют основные диагностические признаки исходных диплоидных: наличие или отсутствие усов, компактность куста, особенности строения чашечки и т. д. Однако характер развития признаков изменяется. Так, чашечка увеличивается, куст становится менее компактным, с меньшим числом побегов, листьев, цветоносов. Лист более темно-зеленый, ягода более интенсивно окрашенная. Тетраплоидные линии менее урожайны по сравнению с диплоидными.

Другим примером полиплоидного ряда может служить естественный ряд пшениц. В роде *Triticum* широко представлены три группы видов. Они отличаются как по числу хромосом, так и фенотипически. В первую группу входит *T. monosocum* — однозернянка (диплоидные формы), дикари; типичным представителем второй группы является *T. durum*, твердая пшеница, имеющая в два раза большее число хромосом и характеризующаяся лучшим по качеству зерном; в третью группу входит мягкая пшеница (*T. aestivum*), которая имеет в три раза больше хромосом, чем виды первой группы, и славится большими урожаями. Пшеницы представляют собой аллополиплоиды.

Еще одним примером аллополиплоида может служить амфидиплоид рафанобрассика (*Raphanobrassica*) — гибрид от скрещивания редьки и капусты, впервые полученный Г. Д. Карпеченко. Гибрид рафанобрассика имеет 18 хромосом ( $2n$ ) редьки и 18 хромосом ( $2n$ ) капусты, поэтому фертилен. Получив этот амфидиплоид, Карпеченко указал путь преодоления бесплодия отдаленных гибридов.

**Анализ пыльцевых зерен, различных по плоидности форм.** Анализ диаметра пыльцевых зерен удобно вести на примере ржи диплоидной (диаметр пыльцевого зерна около 14 мкм) и тетраплоидной (18 мкм). Каждый студент должен измерить с помощью окуляр-микрометра диаметр 10 пыльцевых зерен диплоидной и тетраплоидной форм. Затем по результатам, полученным студентами всей группы, рассчитать средний размер пыльцевого зерна каждой формы (табл. VIII, Б).

Примерные размеры пыльцевого зерна в роде *Triticum* следующие: если зерно имеет  $n$  хромосом, то диаметр его равен 44 мкм, при



2n—51 мкм, 3n—55 мкм. В роде *Rosa* при *n* хромосомах диаметр зерна около 7 мкм, 2n—9 мкм, 3n—10 мкм.

Анализ этих примеров показывает, что наиболее универсальное свойство всех полиплоидных форм — более крупные клетки, и в частности пыльцевые зерна.

При морфологической оценке пыльцы у тетраплоидов оказывается более высокий процент (до 30%) деформированных зерен, т. е. полностью нежизнеспособных. Это явление — следствие нарушенного мейоза у полиплоидов.

**Кариотипы и мейоз у полиплоидных форм.** Микроскопические исследования клеток кончика первичного корешка позволяют определить число хромосом и особенности их строения, т. е. познакомиться с кариотипом анализируемых форм. Просмотр и зарисовка препаратов (увеличение 10×90) позволяют определить, что основное число хромосом, т. е. наименьшее гаплоидное число хромосом в полиплоидном ряду у ржи равно 7 (диплоидная форма имеет  $2n=14$ , тетраплоидная —  $4n=28$ ) (табл. VIII, B).

У земляники наблюдается та же картина ( $2n=14$ ;  $4n=28$ ;  $6n=42$ ;  $8n=56$ ). У пшениц тоже основное число хромосом равно 7 (*T. monosomum* имеет  $2n=14$ , *T. durum* — 28 хромосом, *T. aestivum* — 42).

Мейоз у автополиплоидов отличается от такового у диплоидов (табл. VIII, Г). У полиплоида нарушена конъюгация гомологичных хромосом за счет того, что их не две, а больше. На препарате тетраплоидной ржи (увеличение 10×90) хорошо видны не только биваленты, но и поливаленты. На препарате диплоидной ржи — только биваленты. Зарисуйте кариотипы и мейоз у диплоидной и тетраплоидной форм ржи.

**Анализ ожидаемого расщепления при самоопылении гетерозиготного автотетраплоида.** Каждый студент должен написать схему получения гетерозиготного автотетраплоида и рассчитать ожидаемое расщепление в  $F_2$  при его самоопылении.

Если при скрещивании двух диплоидных форм образуются нередуцированные гаметы, то при их слиянии возникает тетраплоид. Если одна форма была доминантна, а другая — рецессивна, то тетраплоид будет гетерозиготен:

$$\begin{array}{c} AA \times aa \\ \downarrow \\ AAaa \end{array}$$

В мейозе при случайной конъюгации гомологичных хромосом могут образовываться униваленты, биваленты, триваленты и квад- риваленты. Можно рассчитать, как часто будут образовываться вследствие этого гаметы с разным числом хромосом. Если процесс конъюгации случаен, то частота образования гамет будет определяться коэффициентами бинома Ньютона:  $(a+b)^4$ , т. е. 1 : 4 : 6 : 4 : 1.



Возможны следующие числа гомологичных хромосом в гаметах: 4, 3, 2, 1, 0. Комбинация — 4 хромосомы у одного полюса делящейся клетки и 0 хромосом у другого должна образовываться 1 раз из 16; комбинация 3 и 1 — 4 раза из 16; 2 и 2 — 6 раз из 16; 1 и 3 — 4 раза из 16 и 0 и 4 — 1 раз из 16. Если сумму коэффициентов (16) принять за единицу, а неразличимые цитологически варианты 4—0 и 0—4 и 3—1 и 1—3 объединить, то получится, что гаметы с несбалансированным числом хромосом (0—4 и 1—3) составят 10/16, или 0,625, а гаметы с двумя хромосомами, т. е. жизнеспособные, только 6/16 или 3/8, т. е. 0,375. В этом и заключена причина низкой фертильности автополиплоидов.

Какое же расщепление можно ожидать в потомстве самоопыленного автотетраплоида генотипа  $AAaa$ ?

Среди жизнеспособных гамет с двумя хромосомами могут образовываться гаметы, имеющие аллели  $AA$ ,  $aa$ ,  $Aa$ . Частоты их образования будут неодинаковы. Гаметы типа  $AA$  и гаметы типа  $aa$  составят по одной части из шести, а гаметы  $Aa$  — все остальные, т. е. четыре части. По решетке Пеннета легко рассчитать расщепление.

♂ \ ♀	1 $AA$	4 $Aa$	1 $aa$
1 $AA$	1 $AAAA$	4 $AAAa$	1 $AAaa$
4 $Aa$	4 $AAAa$	16 $AAaa$	4 $Aaaa$
1 $aa$	1 $AAaa$	4 $Aaaa$	1 $aaaa$

При полном доминировании расщепление будет таково, что на 35 доминантных форм придется только одна рецессивная. Расщепление 35 : 1 впервые было получено в опытах с дурманом (*Datura*) при изучении наследования окрасок цветка (пурпурная — белая). Позднее оно наблюдалось многократно при изучении других автотетраплоидов. Обращает на себя внимание обилие гетерозигот. Они составляют  $34/36 = 17/18$  от общего числа генотипов  $F_2$ . У диплоидной формы  $Aa$  — гетерозиготы в  $F_2$  составляют лишь  $1/2$ . Эти расчеты убеждают в полезности использования автотетраплоидных форм в селекции, так как очень часто гетерозиготность бывает связана с высокой продуктивностью и лучшими адаптационными способностями организмов (гетерозис).

Если проявление признака, определяемого геном  $A$ , зависит от дозы гена, то в  $F_2$  будет расщепление 1 : 8 : 18 : 8 : 1 (цифры получаются от приведения подобных членов в решетке Пеннета).



## Вопросы и задачи

1. Определить, какие жизнеспособные гаметы и в какой пропорции образуют тетраплоиды типа  $Aaaa$ ,  $AAaA$ .
2. Какие гаметы образуют триплоиды типов  $AAa$ ,  $Aaa$ ?
3. Какую долю от общего числа гамет составляют жизнеспособные гаметы, образуемые триплоидами типа  $AAa$ ,  $AAA$ ,  $aaa$ ?
4. Какое число хромосом должен иметь фертильный отдаленный гибрид от скрещивания вида с  $2n=18$  хромосомам и вида с  $2n=24$  хромосомам?
5. Определить, какие жизнеспособные гаметы и в какой пропорции образует гексаплоид типа  $AAaaaa$ ?
6. Какое расщепление можно ожидать при самоопылении гексаплоида  $AAaaaa$ ?
7. Какую долю от общего числа жизнеспособных гамет, образуемых гексаплоидом  $AAaaaa$ , составляют гаметы  $aaa$ ?
8. Почему полиплоидия уменьшает вероятность нахождения генных мутаций?
9. Тетраплоидное растение клевера с окрашенными цветками, имеющее генотип  $AAaa$ , скрещивают со своим белоцветковым родителем ( $aaaa$ ). Каково будет потомство?
10. Какова будет окраска цветков в потомстве от самоопыления тетраплоида с генотипом  $Rrrr$ ? ( $R$  — окрашенные и  $r$  — белые цветки).
11. Почему гибрид между двумя видами более фертилен, когда он тетраплоид, и менее фертилен, когда диплоид?
12. Почему легче вести селекцию тетраплоида, если он размножается почкованием или черенкованием?
13. Красноплодное тетраплоидное растение томата неизвестного происхождения при самоопылении дало потомство, расщепляющееся в отношении 3 красноплодных к 1 желтоплодному растению. Что можно сказать о наследовании окраски плодов? Каков генотип исходного растения?
14. Тетраплоидное растение ржи нормальных размеров при скрещивании с тетраплоидным карликовым дало в потомстве 19 растений: 16 растений нормальных и 3 карликовых. Каковы генотипы исходных растений?
15. Красноплодное тетраплоидное растение томата неизвестного происхождения при опылении пыльцой с желтоплодного растения дало 50% красноплодных и 50% желтоплодных растений. Определите генотип материнского растения.
16. Чем отличаются автополиплоиды от аллополиплоидов?
17. Как конъюгируют гомологичные хромосомы у гексаплоида? Нарисуйте схемы всех возможных вариантов.
18. Почему триплоидные формы животных (рыбы, ящерицы) обнаружены в природе среди партеногенетически размножающихся форм?



19. Как должно вестись семеноводство триплоидных арбузов?  
20. Почему среди триплоидных форм растений встречаются растения с бессемянными плодами (арбузы, бананы)?

### ЗАНЯТИЕ 13

Тема.

**Модификационная изменчивость.**

Организмы, имеющие совершенно одинаковые генотипы, но развивающиеся в различных условиях внешней среды, могут иметь разные фенотипы. Фенотипическое разнообразие таких особей и есть модификационная изменчивость. Наличие этого вида изменчивости можно объяснить тем, что организмы наследуют не сами признаки или свойства, а гены, которые определяют лишь возможность развития определенных признаков и свойств. Но для того чтобы признак развился, т. е. возможность превратилась в действительность, необходимы вполне определенные условия внешней среды. Так, чтобы растение было зеленым, необходимы не только гены, контролирующие синтез хлорофилла, но и наличие света.

Для того чтобы физическое и психическое развитие человека шло нормально, необходим не только генотип, обуславливающий нормальное течение всех процессов обмена веществ в организме, но и определенный комплекс условий среды. Отсутствие, например, иода в рационе ребенка может привести к развитию кретинизма (задержка физического и психического развития), авитаминоз или гиповитаминоз беременной женщины — к развитию волчьей пасти у младенца и т. д.

Но даже в том случае, когда признак развивается нормально, степень его выраженности может быть разной. Последнее обстоятельство объясняется тем, что генотип обладает способностью определять так называемую норму реакции организма по каждому признаку. Под нормой реакции следует понимать генотипически определяемую способность организма варьировать степень выраженности признаков в определенных пределах в зависимости от условий внешней среды.

Для того чтобы представить себе норму реакции по признаку «длина колоса», надо вспомнить поле пшеницы. Какие крупные колосья можно встретить в середине поля (до 20 см и более) и какие мелкие колосья обычно бывают на обочине дороги (3—4 см)! Норма реакции выражается в совокупности фенотипов, которые создаются на основе определенного генотипа под влиянием всех возможных условий среды.

Разные признаки имеют разную по широте норму реакции. Большинство так называемых количественных признаков имеет широкую норму реакции, но не беспредельную, пределы ее обусловлены генотипом. Крайним случаем являются такие признаки, которые имеют однозначную норму реакции, т. е. определенному генотипу соответствует только один определенный фенотип. К числу таких признаков относятся группы крови у человека и животных. Если че-



ловек имеет генотип  $I^A/I^A$ , то он имеет и группу крови  $A$ , если генотип  $I^B/I^B$ , — то и фенотип (группа крови)  $B$ .

Таким образом, заложенная в генотипе наследственная информация представляет собой необходимость, которая всегда проявляется в форме случайности (отсутствие или наличие признака и степень его выраженности в зависимости от условий среды). Наличие нормы реакции, обуславливающей модификационную изменчивость, имеет большое значение в эволюции и селекции. Именно это свойство организмов позволяет им приспосабливаться к различным и резко изменяющимся условиям среды, переживать неблагоприятные моменты и оставлять потомство.

Человек пользуется модификационной изменчивостью организмов для интродукции их в различные районы земного шара, для получения более высокой продуктивности сельскохозяйственных растений и животных при создании оптимальных условий выращивания и содержания. Ч. Дарвин называл этот вид изменчивости определенным, так как под влиянием конкретных условий происходит однонаправленное изменение всех или почти всех организмов. Например, при обильном и разнообразном кормлении все животные будут крупнее, чем при скудном. Растения, выросшие в засушливых районах, будут отличаться от растений того же вида или сорта, выросших во влажном климате.

После того как была изложена сущность явления модификационной изменчивости, становится понятным, почему она относится к фенотипической (варьирование фенотипов при одинаковых генотипах), но отнесение ее к ненаследственной требует пояснения. Из изложенного очевидно, что модификационная изменчивость обусловлена наличием нормы реакции организма по каждому признаку, а норма реакции определяется строго генотипом, т. е. модификационная изменчивость наследственно обусловлена. Но если получать потомство от организмов с одинаковым генотипом, но имеющих разную степень выраженности признака, то оно будет одинаковым, т. е. потомки во всех случаях будут иметь как малую, так среднюю и высокую степень выраженности признака. Следовательно, модификационные изменения не наследуются. В этом смысле и говорят, что они относятся к ненаследственным. Точнее было бы говорить в случае модификационной изменчивости о ненаследуемых изменениях. Как же изучают модификационную изменчивость?

Прежде всего необходимо иметь генотипически однородный материал. У высших растений это могут быть клоны (вегетативно размноженное потомство одного растения) и чистые линии (потомство одного самоопыленного растения). У микроорганизмов и простейших — также клоны (культуры, происшедшие в результате бесполого размножения клетки, содержащей одно ядро или аналогичную ядру структуру); у животных и человека — однояйцевые близнецы. Получение такого материала сложно или даже невозможно. Поэтому генетически более или менее однородный материал



может быть также получен путем длительного самоопыления у растений или родственного скрещивания у животных.

Выращивание или содержание таких организмов в природных условиях или в условиях эксперимента, но специально не выравненных, достаточно для того, чтобы познакомиться с явлением модификационной изменчивости. Для каждого растения в одном поле, для микроорганизмов в одной пробирке, для каждого животного в одном стаде будет свой комплекс условий. Поэтому у них и будет варьировать степень выраженности одноименных признаков. Так, длина средней доли листьев земляники одного клона может варьировать от 3,9 до 11,8 см. И то, что у какого-то конкретного растения лист имеет длину 7,8 см, можно объяснить тем, что это обусловлено взаимодействием генотипа с определенным комплексом условий, в которых росло это растение. Но тот факт, что именно это растение, а не соседнее имеет длину листа 7,8 см, — дело случая. Следовательно, при изучении закономерностей модификационной изменчивости задача сводится к изучению закономерностей в массе случайных явлений. А это можно сделать, используя методы математической статистики.

При использовании методов статистики необходимо соблюдение нескольких условий.

1. Материал, который подвергается обработке, должен быть однородным. В частности, при изучении модификационной изменчивости необходимо иметь генотипическую однородность. В противном случае можно сделать неверные выводы об изучаемом материале, а статистические методы дискредитировать. В среде биологов популярно такое сравнение: «Математика — жернов, который всякую засыпку смелет, но ценность помола определяется исключительно ценностью засыпанного».

2. При оценке тех или иных признаков необходимо измерять их с одинаковой точностью, а точность измерительного прибора должна соответствовать заданной точности измерения. Это необходимо отражать и в записи. Например, при измерении длины с точностью до 0,1 см запись должна выглядеть следующим образом: 5,6 см; 4,8 см; 6,0 см. И неправильно ее сделать следующей: 5 см или 5,65 см.

3. Наблюдения должны быть многократными. Одно наблюдение не может быть обработано статистически. Минимальное число их — два. Только в массе случайные явления ведут себя закономерно. Общее правило таково: чем больше изменчивость по какому-то признаку, тем больше надо делать наблюдений, чтобы установить закономерность.

4. Для анализа используются не все особи, участвующие в опыте, а только часть. Или, как принято говорить в статистике, не вся генеральная совокупность, а только выборка. К выборке предъявляется обязательное требование — она должна быть представительной, репрезентативной. Это значит, что она должна отражать всю генеральную совокупность, но быть миниатюрной. Достичь этого

Рис. 38. Лист

можно при од  
должна имет  
чают это пут  
лиза.  
При собл  
ки надежно  
ности.

Цель заня  
Знакомств  
дами ее изуче

Материал  
Гербар  
ляники, накле  
дый студент п  
ники.

Оборудова  
Линейки и



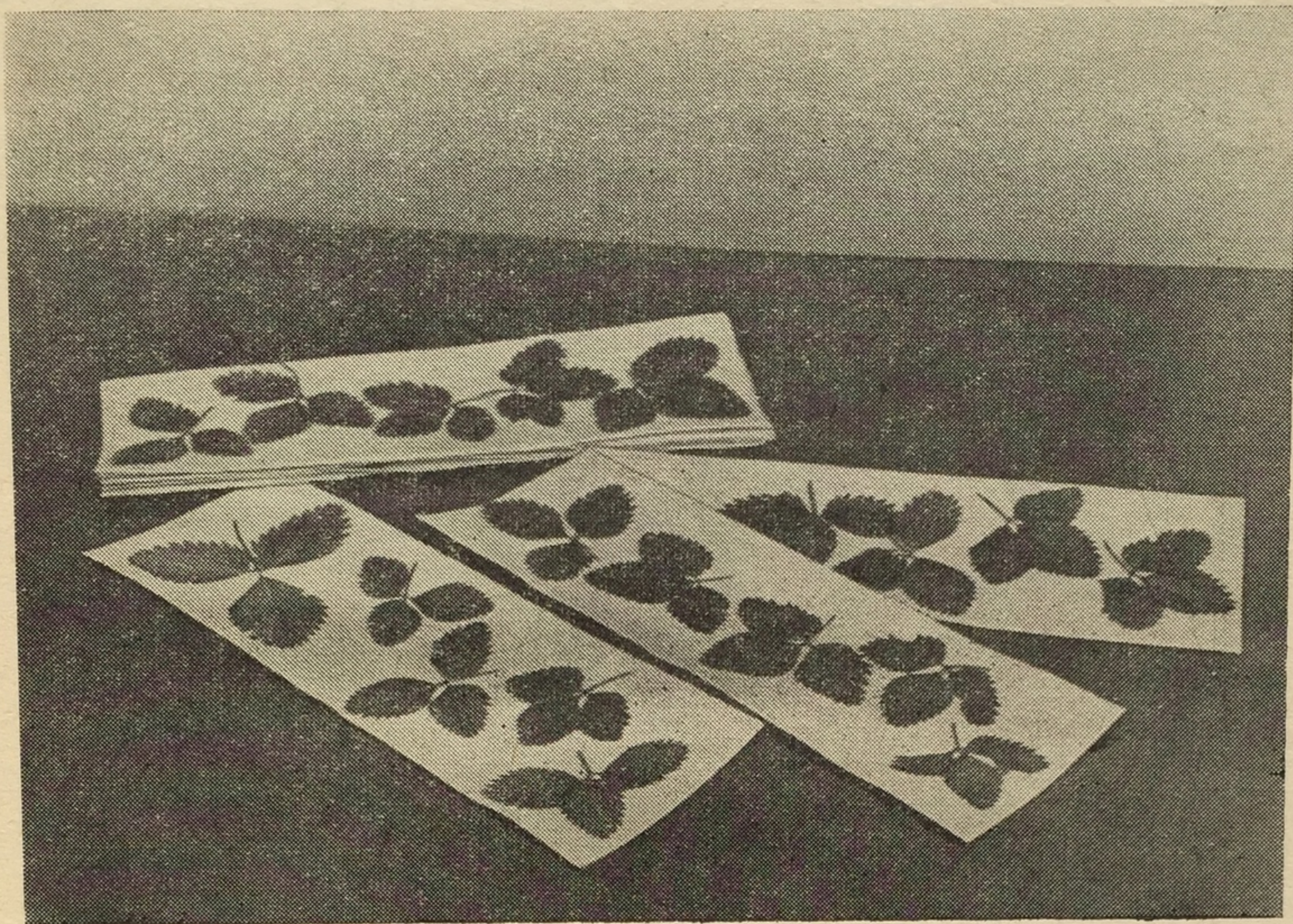


Рис. 38. Листья земляники

можно при одном условии: каждая особь генеральной совокупности должна иметь одинаковую вероятность попасть в выборку. Получают это путем случайного отбора особей в выборку, т. е. для анализа.

При соблюдении этих условий использование методов статистики надежно и позволяет устанавливать статистические закономерности.

#### *Цель занятия*

Знакомство с явлением модификационной изменчивости, методами ее изучения и ее закономерностями.

#### *Материал*

Гербарные экземпляры: листья нескольких видов земляники, наклеенные на листы бумаги (по 5 штук) (рис. 38). Каждый студент получает по 10 таких листов, т. е. по 50 листьев земляники.

#### *Оборудование*

Линейки или полоски миллиметровой бумаги.



## Выполнение работы

Измерение длины и подсчет числа зубчиков средней доли листа земляники. Измерение длины листа производить с точностью до 1 мм, подсчет зубчиков — с точностью до единицы. Результаты записать в таблицу 21.

Таблица 21

№№ листьев по порядку	Длина листа (в см)	Число зубчиков
1	6,3	23
2	4,0	18
3	3,2	17
·	·	·
·	·	·
·	·	·
50	3,8	17

**Статистическая обработка полученных результатов.** Каждый студент обрабатывает полученный им материал.

С точки зрения методов обработки материала количественную изменчивость делят на две группы: непрерывная и прерывистая, или дискретная, изменчивость.

Вариации, т. е. ступени варьирования, при непрерывной изменчивости отличаются друг от

друга на сколь угодно малую величину, определяемую точностью измерения. Характеризовать их можно дробными числами. Если эти числа ранжировать, т. е. располагать по порядку от меньшей к большей величине, то они составят непрерывный ряд, поэтому этот тип изменчивости получил название непрерывного. Сюда относятся все признаки, которые можно измерить. Анализируемый признак — длина листа — относится к этому типу.

Вариации при прерывистой, или дискретной, изменчивости отличаются друг от друга на целое число единиц. Сюда относятся все счетные признаки. Число зубчиков, например, может быть сосчитано и выражено только целым числом, поэтому варьирование по этому признаку относится к дискретному типу.

Однако начало обработки в обоих случаях одинаково. Необходимо определить размах изменчивости (лимиты —  $lim$ ), т. е. самую маленькую вариацию ( $X_{min}$ ) и самую большую ( $X_{max}$ ).

По длине листа это будет:  $X_{min}$  — 3,2 см,  
 $X_{max}$  — 6,3 см.

По числу зубчиков:  $X_{min}$  — 17 зуб.,  
 $X_{max}$  — 23 зуб.




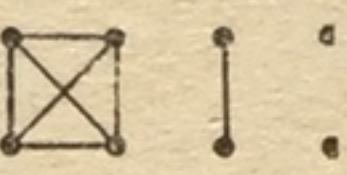
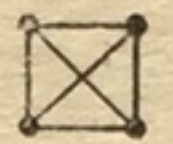


Для оценки размаха варьирования ( $lim$ ) в единицах необходимо из  $X_{max}$  вычесть число, предшествующее  $X_{min}$ , так как последнее уже встретилось. В рассматриваемом примере в первом случае это будет 32 единицы, а во втором 7. Именно это обстоятельство и определяет разные способы дальнейшей обработки. Но в обоих случаях надо, прежде всего, составить вариационный ряд, т. е. систематизировать варьирующие величины.

Для дискретной изменчивости, где размах варьирования мал, можно ограничиться ранжированием вариаций ( $X$ ), т. е. записать подряд все варианты от меньшей до большей. В нашем случае это будет так:  $X$  — 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23.



Таблица 22

В связи с тем что каждая из вариаций встречается не по одному разу, определяют их частоты ( $f$ ), т. е. число вариантов (особей), имеющих одинаковое значение вариаций ( $X$ ). Для этой цели можно рекомендовать очень удобный метод разности. После того как записаны вариации ( $X$ ) подряд, необходимо палец левой руки перенести на таблицу с записью всех измерений и, читая их подряд, против соответствующей вариации ( $X$ ) ставить точку. Точки ставятся в определенном порядке: сначала по углам воображаемого квадрата ::, потом вместо точек рисуют стороны квадрата  $\square$  и диагонали  $\times$ . Такой рисунок, как нетрудно сосчитать, имеет 10 компонентов. Затем точки переводят в цифры и вариационный ряд можно представить в виде таблицы 22.

$X$		$f$	$a$	$af$	$a^2f$
17		1	-3	-3	9
18		6	-2	-12	24
19		9	-1	-9	9
20		15	0	0	0
21		10	1	10	10
22		7	2	14	28
23		2	3	6	18
	$n = \Sigma f = 50$			6	98

ряд можно представить в виде

По виду этого ряда уже можно говорить о некоторых закономерностях: не все вариации встречаются одинаково часто; а по разнице между  $X_{max}$  и  $X_{min}$  можно судить о размахе изменчивости. Еще нагляднее эта закономерность выступит при изображении вариационного ряда на графике (рис. 39).

Для построения графика необходима система координат, в которой по оси абсцисс откладывают значения вариаций ( $X$ ), а по оси ординат — частоты ( $f$ ). Выбор масштаба для двух осей произволен, обязательно только одно условие — соблюдение масштаба для всей оси. Осуществление этого условия встречается со следующей трудностью: очень часто  $X_{min}$  значительно больше отличается от нуля (точка пересечения координат), чем от  $X_{max}$ . Поэтому, чтобы не терять места, а следовательно не уменьшать масштаба, на оси абсцисс можно рекомендовать «рваную» ось от 0 до  $X_{min}$  (рисуют пунктиром). Масштаб на оси ординат определяет максимальная частота. После подготовки осей наносят точки так, чтобы они стояли на пересечении перпендикуляров, восстановленных к оси абсцисс из соответствующего  $X$  и к оси ординат из соответствующего  $f$ . Точки соединяют линией. Изображенный таким образом вариационный ряд носит название «полигон распределения». Обращает на себя внимание куполообразность графика, которая говорит о том, что не все вариации ( $X$ ) встречаются одинаково часто; чаще



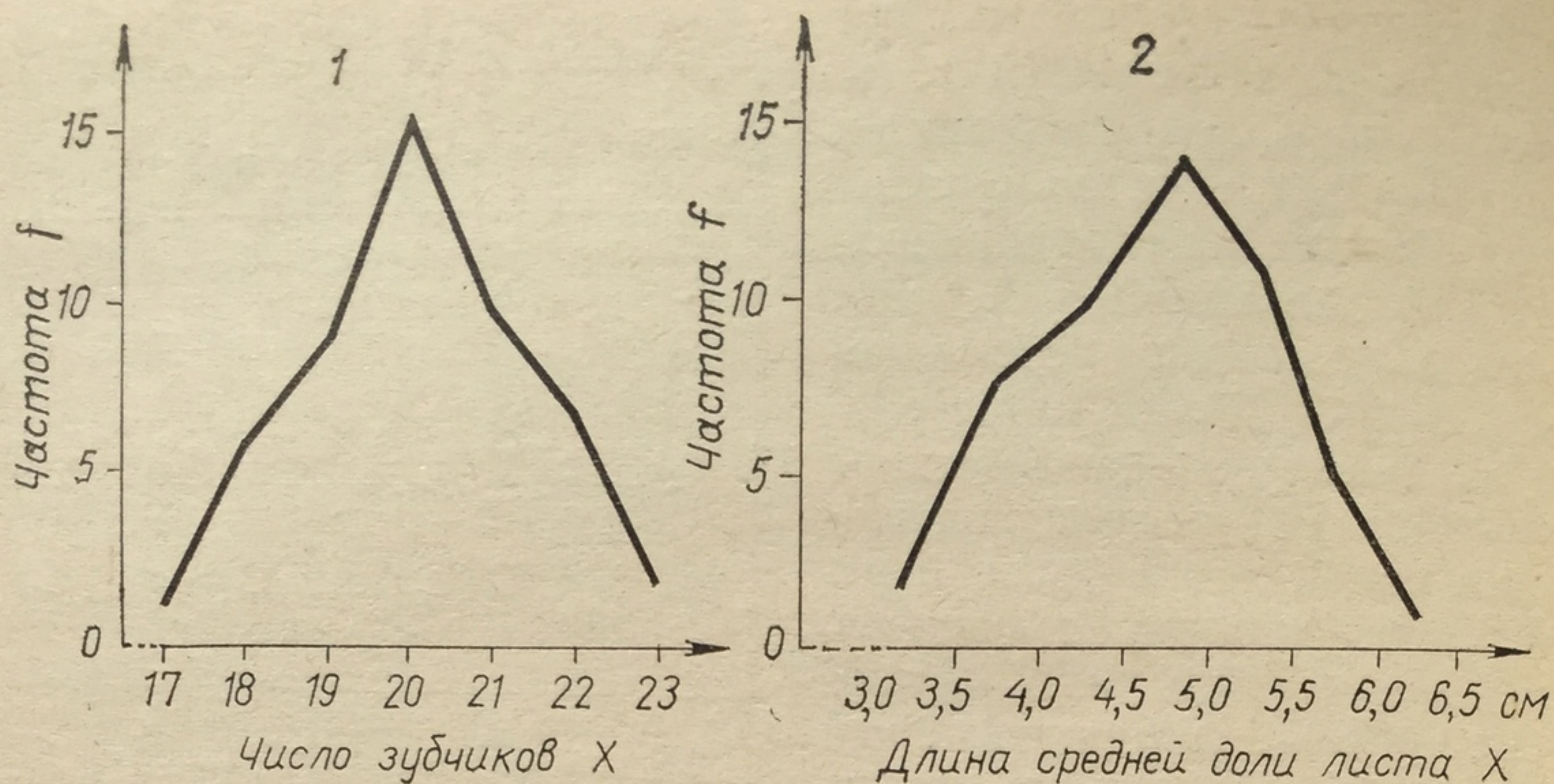


Рис. 39. Графическое изображение вариационных рядов:  
1 — по числу зубчиков на средней доле листа земляники (*Fragaria vesca*); 2 — по длине средней доли тех же листьев.

всего (модальное значение) встречаются вариации, стоящие в середине ряда, а реже — стоящие на концах.

Для общей характеристики всего материала необходимо найти такую величину, которая бы минимально отличалась от всех вариаций. Такой величиной является средняя арифметическая ( $\bar{X}$ ). Она и представляет собой основной параметр и определяется как частное от деления суммы всех вариантов ( $\sum X$ ) на их число ( $n$ ):

$$\bar{X} = \frac{\sum X}{n}.$$

Среднее арифметическое — число именованное и выражается в тех же единицах, в которых производилось измерение. Для простоты расчета пользуются другой формулой:

$$\bar{X} = A + \frac{\sum af}{n}, \text{ где}$$

$A$  — условное среднее (любая из вариаций ( $X$ ), но лучше та, которая чаще встречается),  $a = X - A$ , т. е. отклонение вариаций от условного среднего,  $n = \sum f$  — сумма всех частот, или объем выборки. Для рассматриваемого примера удобно выбрать  $A = 20$  зуб., так как эта вариация встречается чаще всего.

В таблице вариационного ряда в колонке « $a$ » первой заполняют строчку  $X = A$ , в ней ставят 0. Затем нумеруют строчки вверх и вниз от нее. Строчки, идущие вверх, это вариации, отличающиеся от выбранной за условное среднее тем, что они меньше ее, поэтому, кроме числа единиц, на которые они отличаются от  $A$  (что совпадает с номером строчки!), они получают знак минус. Затем заполняют колонку « $af$ » путем перемножения чисел двух соседних колонок. Не



забудьте знак произведения! Алгебраическую сумму произведений записывают в нижней строчке, а затем вносят в формулу. Итак,

$$\bar{X} = 20 + \frac{6}{50} = 20,12 \approx 20,1 \text{ зуб.}$$

Расчеты рекомендуется производить с точностью на один порядок больше, чем точность измерения.

Рассчитав среднее арифметическое, находят типичную для всего вариационного ряда величину, которая наилучшим образом характеризует весь варьирующий материал. Интересно посмотреть, какое положение средняя арифметическая занимает на графике. Оказывается, вариация, очень близкая к  $\bar{X}$ , стоит посередине ряда и встречается с максимальной частотой (рис. 39).

Кроме общей характеристики изучаемого признака, необходимо объективно оценить его изменчивость. Так, средняя арифметическая равна 7 как для группы цифр 6, 7, 8, так и для другой группы цифр 1, 7, 13. Изменчивость же в этих двух группах разная, о чем говорят пределы варьирования (6—8 и 1—13). Однако пределы варьирования (*lim*) не могут объективно оценивать изменчивость. Действительно, стоит увеличить объем выборки, и пределы варьирования непременно расширятся. Вспомните, ведь есть вариации, которые очень редко встречаются, и именно они значительно отличаются от среднего арифметического (рис. 39). Поэтому для характеристики изменчивости используют специальный параметр — стандартное отклонение (или среднее квадратическое отклонение). Обозначают его  $\sigma$  (сигма) и определяют по формуле:

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum (X - \bar{X})^2}{n - 1}}.$$

$\sigma$  — число именованное и выражается в тех же единицах, в которых производилось измерение. Формула оправдывает название этой величины и говорит о ее сущности. Стандартное отклонение показывает, на сколько в среднем отличается каждая из вариаций от среднего арифметического (оно-то и служит стандартом для сравнения). Возведение отклонений в квадрат необходимо потому, что алгебраическая сумма отклонений от среднего арифметического всегда равна нулю. Обратная операция — извлечение квадратного корня — нужна для получения линейной величины, что позволяет сравнивать  $\sigma$  со средним арифметическим. Для вычисления используют более простой метод (условного среднего) и пользуются следующей формулой:

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum a^2 f - \frac{(\sum a f)^2}{n}}{n - 1}}.$$

Для того чтобы воспользоваться этой формулой, необходимо заполнить еще одну колонку в таблице (вариационного ряда) « $a^2 f$ ».



Ее данные получают от перемножения цифр двух соседних колонок. Произведения всегда положительны, их суммируют и сумму записывают в нижней строке.

В рассматриваемом примере

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{98 - \frac{6^2}{50}}{49}} = \pm 1,41 \text{ зуб.}$$

Расчет может производиться с точностью на один порядок больше, чем  $\bar{X}$ .

При равенстве средних арифметических, чем больше величина  $\sigma$ , тем больше изменчивость. Однако суждение о степени изменчивости по величине  $\sigma$  становится невозможным, если средние не равны и тем более если надо сравнивать изменчивость разных признаков, а  $\sigma$  — величина именованная. Поэтому для характеристики изменчивости вводят еще одну, относительную или безразмерную величину — коэффициент вариации или изменчивости, который определяется по формуле:

$$V = \frac{\sigma}{\bar{X}} \cdot 100\%.$$

Он показывает, какую долю  $\sigma$  составляет от  $\bar{X}$ .

В рассматриваемом примере  $V = 7,0\%$ . Если коэффициент вариации необходим для сравнения изменчивости разных признаков, то стандартное отклонение ( $\sigma$ ) удобнее использовать для анализа изменчивости одного признака. Можно проверить, на сколько сигм отличаются минимальная и максимальная вариации от среднего арифметического в вариационном ряду. Эта величина обозначается  $t$  и называется нормированным отклонением:

$$t = \frac{X - \bar{X}}{\sigma}.$$

В рассматриваемом примере (каждый рассчитывает это на своем материале!)

$$t = \frac{X_{\min} - \bar{X}}{\sigma} = \frac{17 - 20,1}{1,41} = 2,2.$$

$$t = \frac{X_{\max} - \bar{X}}{\sigma} = \frac{23 - 20,1}{1,41} = 2,0.$$

В выборке, состоящей из  $n = 100$ , размах изменчивости увеличивается:  $X_{\min} = 16$ , а  $X_{\max} = 24$ , увеличивается и  $t_{\min} = 2,9$ , и  $t_{\max} = 2,8$ .

Оказывается, всюду, где имеют дело с массой случайных явлений,  $t$  бывает близкое к 2 или 3. И чем больше по объему выборка, тем точнее  $t$  приближается к 3, т. е. проявляется правило, которое так и формулируется как правило трех сигм. Это — закономерность, характеризующая массу случайных явлений. Она характерна и для модификационной изменчивости. Все вариации, как бы они ни раз-



личались, укладываются в пределы от  $\bar{X}-3\sigma$  до  $\bar{X}+3\sigma$ , т. е. в пределы  $6\sigma$  (рис. 40).

Правда, в указанные пределы попадают не все 100% вариант (особей), а лишь 99,74%. Остальные же 0,26% составят вариации меньше ( $\bar{X}-3\sigma$ ) и больше ( $\bar{X}+3\sigma$ ). Но они встречаются очень редко. События, которые имеют вероятность появления меньше 5% ( $P < 0,05$ ), практически не встречаются, поэтому их относят к числу редко встречающихся и считают возможным ими пренебрегать. Исходя из этого эмпирического правила вводится понятие доверитель-

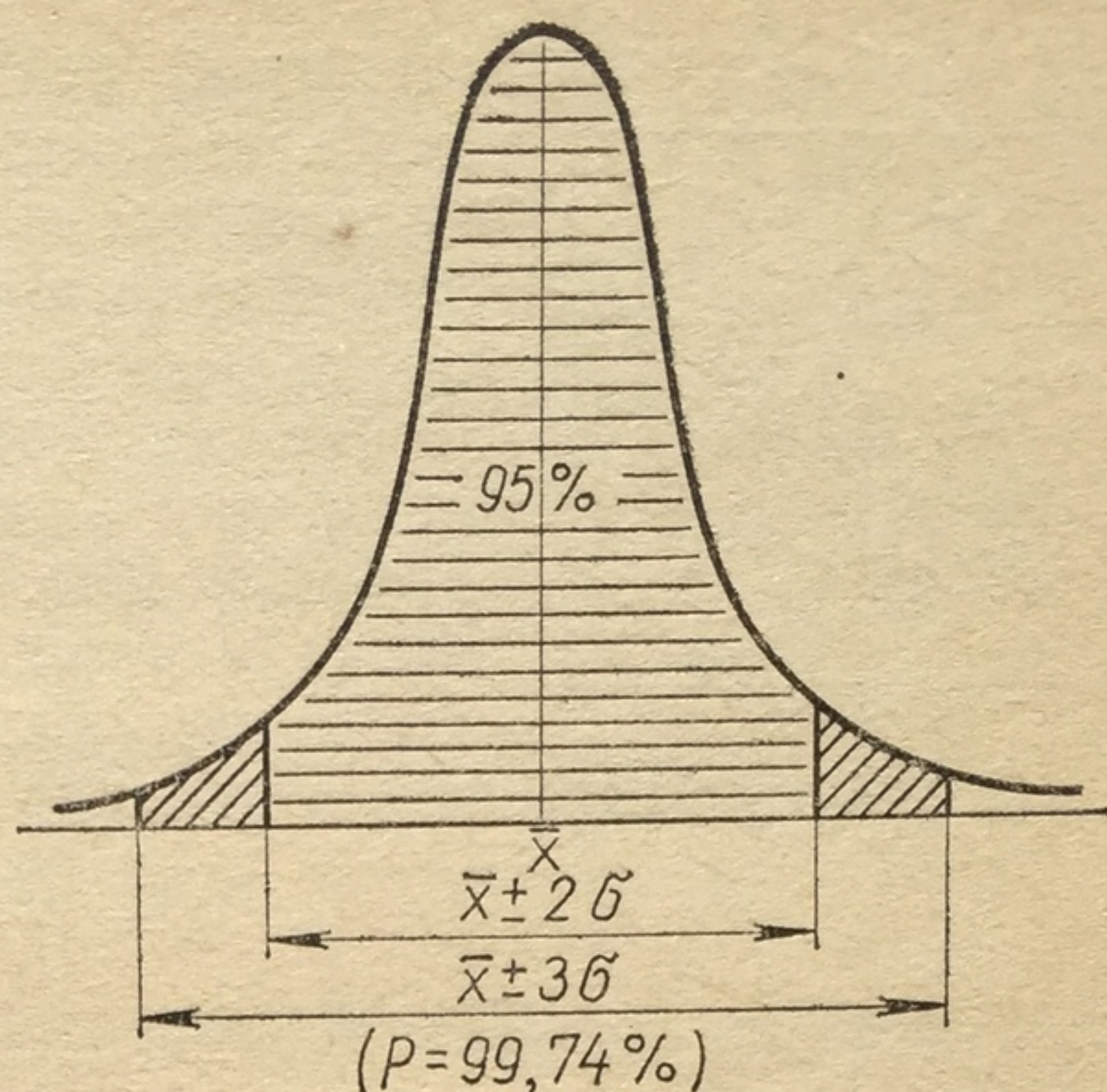


Рис. 40. Кривая нормального распределения.

ной вероятности. Чаще всего пользуются доверительной вероятностью, равной 95%, т. е. считают возможным пренебрегать событиями, которые встречаются с частотой меньше 5%; реже — доверительной вероятностью считают 99%-ный уровень, т. е. пренебрегают событиями с частотой встречаемости 1% и меньше. Отсюда можно условно считать, что модификационная изменчивость укладывается в пределы  $\bar{X} \pm 2\sigma$ , т. е. в 4 сигмы (ошибка составит 5 случаев на 100), или в пределы 5,2 сигмы ( $\bar{X} \pm 2,6\sigma$ ) (ошибка составит 1 случай на 100).

Итак, для модификационной изменчивости закономерно, что чаще всего встречаются особи, имеющие среднее или близкое к среднему выражение признака. Особи, у которых признак выражен очень слабо или, наоборот, очень сильно, встречаются редко. Максимальное отличие признака от среднего уровня не превышает в 95% случаев  $2\sigma$ . И только в 5% случаев признак может отличаться от среднего уровня больше чем на  $2\sigma$  или в 1% случаев — больше чем на  $2,6\sigma$ .

Знание этой закономерности имеет большое практическое значение. Прежде всего эта закономерность позволяет, анализируя отдельные выборки, давать характеристику всей генеральной совокупности. Кроме того, она позволяет отличать случайное от закономерного при сравнении разных групп организмов.

Необходимо провести обработку данных по длине листа. Как уже было рассчитано, размах изменчивости в этом случае составляет 32 единицы, следовательно, использование метода ранжирования, как в предыдущем случае, было бы нерационально. В этом случае удобнее прибегнуть при составлении вариационного ряда к приему разбивки на классы, т. е. объединению в одну группу не-



Таблица 23

$n$	$r$
20	5
30—40	6
40—90	7

скольких вариаций. Задача при этом сводится в основном к определению величины классowego интервала ( $\lambda$  — лямбда), т. е. к определению числа вариаций, которые будут объединены в одну группу — класс. Решение ее определяется двумя величинами: размахом изменчивости ( $lim$ ) и объемом выборки ( $n$ ). Объем выборки определяет число классов ( $r$ ). Число классов определяют по таблице 23.

Величину классowego интервала определяют по формуле:

$$\lambda = \frac{lim}{r}.$$

Расчет  $\lambda$  ведется лишь приблизительный, так как для дальнейшей работы удобно (но не обязательно), чтобы величина ее была числом круглым (5, 10, 20, 100 и т. д. единиц). Для того чтобы не ошибиться в расчете размаха изменчивости ( $lim$ ), рекомендуется производить округление  $X_{min}$  и  $X_{max}$  таким образом, чтобы минимальная величина стала круглой, но меньше той, которая встретилась, а максимальная величина — больше той, которая встретилась. Точность расчета должна соответствовать точности измерения.

В рассматриваемом примере  $X_{min} = 3,2 \approx 3,0$ .

$$X_{max} = 6,3 \approx 6,5.$$

$$\lambda \approx \frac{6,5 - 3,0}{7} \approx 0,5.$$

После определения  $\lambda$  можно составить вариационный ряд (см. табл. 24).

Прежде всего производят запись классов: сначала записывают самую малую из вариаций, затем путем прибавления к ней величины  $\lambda$  определяют нижнюю границу следующего класса и т. д., затем записывают верхние границы всех классов, которые должны быть на единицу измерения меньше, чем нижняя граница следующего класса.

В рассматриваемом примере расчет будет такой:

$$\begin{aligned} \text{самая малая} &= 3,0 \\ 3,0 + 0,5 &= 3,5 \\ 3,5 + 0,5 &= 4,0 \text{ и т. д.} \end{aligned}$$

Затем

$$\begin{aligned} 3,5 - 0,1 &= 3,4 \\ 4,0 - 0,1 &= 3,9 \\ 4,5 - 0,1 &= 4,4 \text{ и т. д. (см. вариационный ряд).} \end{aligned}$$

Затем приступают к разноске, т. е. к определению частот ( $f$ ) тем же способом, как в предыдущем случае. Когда составлен вариационный ряд, можно изобразить его графически (способ тот же, что был рассмотрен ранее, только на оси абсцисс нужно откладывать грани-

Классы
3,0—3,4
3,5—3,9
4,0—4,4
4,5—4,9
5,0—5,4
5,5—5,9
6,0—6,4

цы классов, а середины классов в качестве определяются класс. Таким варианты, входящие в рассчитанному значительному построения вариационности величины  $X$  принимают как А. ции выборки в чаще всех встречающихся. Для абсолютных величин интервалов:

Это практически  
ного ряда в кол  
сывают нуль, за  
10 Зак. 1073



Таблица 24

Классы		$f$	$X$	$a^1$	$a^1 f$	$(a^1)^2 f$
3,0—3,4	•	2		—3	—6	18
3,5—3,9	• □	8		—2	—16	32
4,0—4,4	□ X	10		—1	—10	10
4,5—4,9	□ X : •	13	4,7	0	0	0
5,0—5,4	□ X •	11		1	11	11
5,5—5,9	• •	5		2	10	20
6,0—6,4	•	1		3	3	9
$\Sigma f = n = 50$					—8	100

цы классов, а перпендикуляры к оси абсцисс восстанавливать из середины класса — рис. 39). Для определения основных параметров в качестве вариации ( $X$ ) берут среднее значение класса. Оно определяется как полусумма крайних вариаций, входящих в класс. Таким образом, при разбивке на классы считают, что все варианты, входящие в один класс, одинаковы и в среднем равны рассчитанному  $X$ . Эта операция уменьшает точность расчетов, но значительно облегчает сами расчеты, вот почему к такому способу построения вариационного ряда прибегают всегда, когда размах изменчивости велик, в том числе и при дискретной изменчивости. Рассчитывают  $X$  только для одного класса, который будет условно принят как  $A$ . После знакомства с закономерностями модификационной изменчивости становится понятной полезность рекомендации выбора в качестве условной средней той вариации, которая чаще всех встречается: она близка по величине к среднему арифметическому. Для простоты расчетов  $a = X - A$  удобно выражать не в абсолютных величинах, а в относительных, в числе классовых интервалов:

$$a' = \frac{X - A}{\lambda}.$$

Это практически сводится к следующему. В таблице вариационного ряда в колонке « $a'$ » на строчке, соответствующей  $X = A$ , записывают нуль, затем вверх и вниз нумеруют строчки точно так же,



как и в предыдущем случае; по тем же причинам цифры, идущие вверх от нуля, получают знак минус. Эта операция по существу сводится к тому, что величина  $\lambda$  выносится за скобки при определении  $\Sigma a'f$ , что и отражается в формуле:

$$\bar{X} = A + \lambda \frac{\Sigma a'f}{n}.$$

В рассматриваемом примере

$$\bar{X} = 4,7 - 0,5 \frac{8}{50} = 4,62 \text{ (см)}$$

Точно так же видоизменена формула для определения стандартного отклонения:

$$\sigma = \pm \lambda \sqrt{\frac{\Sigma (a')^2 f - \frac{(\Sigma a'f)^2}{n}}{n-1}}.$$

В рассматриваемом примере

$$\sigma = \pm 0,5 \sqrt{\frac{100 - \frac{(-8)^2}{50}}{49}} = \pm 0,715 \text{ (см)}$$

$$V = 15,5 \text{ (\%)}$$

Теперь можно определить  $t = \frac{X - \bar{X}}{\sigma}$  и убедиться, что и длина листа земляники варьирует так же, подчиняясь закону нормального распределения (т. е. закону модификационной изменчивости).

**Сравнение двух групп.** Сравнение двух групп производится главным образом по их основным характеристикам, по средним арифметическим. Однако, делая несколько выборок из одной генеральной совокупности, экспериментатор убеждается в том, что все они характеризуются разными средними арифметическими, правда очень близкими. В этом легко убедиться на занятии, сравнив данные нескольких человек, работавших с одним и тем же видом земляники. Но экспериментаторов никогда не интересуют различия двух конкретных выборок, их интересует, различаются ли генеральные совокупности (сорта, породы, виды). Можно ли тогда на основании данных одной выборки составить представление о всей генеральной совокупности? Можно, если рассчитать величину, называемую ошибкой средней арифметической, обозначаемую буквой  $m$ .

Определяется она по формуле  $m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$ ,  $m$  — число именованное.

Свое название эта величина получила не случайно; она показывает, на сколько ошибаются, когда считают, что среднее арифметическое выборки соответствует среднему арифметическому генеральной совокупности. С ее помощью на основании данных одной



выборки можно определить пределы, в которых лежит среднее арифметическое генеральной совокупности, или, иначе, определить пределы, в которые будут укладываться средние арифметические всех выборок, сколько бы их ни было сделано из одной генеральной совокупности. Если учесть, что средние арифметические этих выборок будут различаться между собой случайно, то станет понятно, что они также должны подчиняться закону нормального распределения, т. е. размах их изменчивости должен быть  $\pm 2\sigma$  (с ошибкой в 5% случаев) или  $\pm 2,6\sigma$  (с ошибкой в 1% случаев). Для рассматриваемых примеров это значит, что по числу зубчиков

$$m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}} = \frac{1,41}{\sqrt{50}} = 0,20 \text{ (зуб.)},$$

а среднее арифметическое, характеризующее вид земляники *Fragaria vesca*, лежит в пределах  $\bar{X} \pm 2m = 20,1 \pm 2 \cdot 0,20 = 20,1 \pm 0,40$  зуб., т. е. от 19,7 до 20,5 зуб. По длине листа

$$m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}} = \frac{0,715}{\sqrt{50}} = 0,101 \text{ (см)},$$

а  $\bar{X} \pm 2m = 4,62 \pm 0,202$  см, т. е. от 4,42 до 4,82 см.

Если средние величины для характеристики вида (генеральной совокупности) выражаются пределами, значит, и сравнивать два вида нужно через сравнение этих пределов. Так, например, если длина листа у *Fragaria vesca* характеризуется пределами 4,42—4,82 см, а у *Fragaria ananassa* — 6,62—7,56, то ясно, что эти два вида имеют листья разной длины. В математической статистике предложен специальный метод определения коэффициента достоверности разности средних:

$$t = \frac{\bar{X}_1 - \bar{X}_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}.$$

В числителе на первое место ставится большее среднее арифметическое, чтобы оценивать абсолютное значение разности. В основу этого метода положена так называемая нулевая гипотеза ( $H_0$ ), которая всегда предполагает, что различия между средними арифметическими случайны.

Правоту или несправедливость этой гипотезы можно определить, оценивая  $t$ ;  $t$  может быть любым числом, но для суждения о достоверности разности средних его сравнивают обычно с 2, 2,6 или 3; почему именно с этими цифрами, теперь уже понятно (закон нормального распределения).

Каждый студент должен сравнить полученные им данные (по длине листа и числу зубчиков) для одного вида земляники с аналогичными данными, полученными для другого вида земляники, и решить вопрос, различаются ли эти виды по анализируемым призна-



кам. Для этого необходимо обменяться данными с другим студентом.

Итак, если длина листа одного вида равна  $4,62 \pm 0,101$  см, а другого —  $7,09 \pm 0,237$  см, то

$$t = \frac{7,09 - 4,62}{\sqrt{0,101^2 + 0,237^2}} = \frac{2,47}{0,26} = 9,5 \gg 3.$$

Это значит, что нулевая гипотеза должна быть отвергнута, а различие средних арифметических признано достоверным, неслучайным, т. е. можно сделать прогноз, что, сколько бы ни делали выборки из этих генеральных совокупностей, всегда среднее арифметическое из II совокупности будет больше, чем среднее из I совокупности, т. е. листья сравниваемых сортов различаются по длине. Если  $t=2$ , то это значит, что различие средних арифметических также неслучайно, т. е.  $\bar{X}_1 > \bar{X}_2$  будет повторяться и впредь, но этот прогноз справедлив лишь в 95 случаях из 100, а в 5 случаях может быть  $\bar{X}_1 = \bar{X}_2$  или, наоборот,  $\bar{X}_1 < \bar{X}_2$ . Если  $t=1,8 < 2$ , то это значит, что нулевую гипотезу нельзя отвергнуть, т. е. на основании имеющихся данных нельзя различия между средними считать неслучайными, т. е. они могут быть и случайными, что и предполагает *Но*, т. е. впредь может быть  $\bar{X}_1 > \bar{X}_2$ ;  $\bar{X}_1 = \bar{X}_2$  или  $\bar{X}_1 < \bar{X}_2$ . Избежать такой неопределенности вывода можно, как правило, увеличив объем выборки ( $n$ ). Это уменьшит величину  $m$  ( $m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$ ), а следовательно, при той же абсолютной разнице средних увеличит  $t$ , что и необходимо для определенного вывода.

### Вопросы и задачи

1. Если известно, что в образце № 105 в колосе пшеницы  $\bar{X}=17,5$  колоска, а  $\sigma=\pm 1,50$  колоска, то мог ли принадлежать этому же образцу колос, имеющий 28 колосков?

2. Какой высоты может быть самая высокая сосна, если  $\bar{X}=22,5$  м, а  $\sigma=\pm 1,5$  м?

3. Определите  $\lambda$  и число классов в вариационном ряду, если известно, что произведено обследование 200 человек и их масса колеблется в пределах от 43,6 кг до 78,0 кг.

4. Определите размах изменчивости по признаку процент жира в молоке, если известно, что  $\bar{X}=3,6\%$ ,  $\sigma=\pm 0,10\%$ .

5. Оцените изменчивость признака из задачи № 4 с помощью коэффициента вариации.

6. Определите пределы для средней арифметической генеральной совокупности, если в выборке получены  $\bar{X}=7,86$  см,  $\sigma=\pm 1,32$  см,  $n=500$ . Допускается ошибка в прогнозе не чаще, чем 5 раз на 100.

7. Рассчитайте ошибку среднего арифметического  $\bar{X}=5,0$  см, если известно, что  $\sigma=\pm 1,5$  см,  $n=100$ .

8. Если известно, что масса самцов тушканчиков (*Dipus aegur-*



tius) равна  $165,4 \pm 5,20$  г, а самок —  $160,0 \pm 3,10$  г, то можно ли сказать, что они различаются по массе?

9. Различаются ли по удоям и жирности молока матери (чернопестрые коровы) и дочери-помеси, если матери имели процент жира  $2,38 \pm 0,06$  и удои  $3784 \pm 64,0$  кг, а дочери — процент жира  $4,97 \pm 0,10$  и удои  $3720 \pm 46,0$  кг?

10. Если известно, что среднесуточное увеличение массы телят на 560 г при величине ошибки 8 г (изменчивость телят по массе характеризуется коэффициентом вариации 10%), то можно ли на основе этих данных установить, сколько телят было в опыте?

11. Что значит: разность средних арифметических достоверна?

12. Если разность средних арифметических недостоверна, то какие есть пути для того, чтобы сделать ее достоверной?

13. Какие явления природы и жизни человека характеризуются нормальным распределением их вероятностей?

14. Какие закономерности характерны для нормального распределения?

15. На какой закономерности основана возможность работы с отдельными выборками для характеристики всей совокупности?

16. Чем различаются два распределения со следующими параметрами:  $\bar{X}_1 = 3,5$  см;  $\sigma_1 = \pm 0,35$  см;  $\bar{X}_2 = 3,5$  см;  $\sigma_2 = \pm 0,70$  см? Изобразите их на графике.

17. Что такое доверительные вероятности и чему они равны?

18. Определите пределы для средней арифметической генеральной совокупности, если в выборке получены  $\bar{X} \pm m = 437 \pm 15,8$  мг. Допускается ошибка в прогнозе не чаще чем 1 раз на 100.

19. Если группа 100 особей (выборка) характеризуется  $\bar{X} = 10,5$  кг;  $\sigma = \pm 1,0$  кг, то при повторном взятии выборки из этой же совокупности может ли получиться среднее арифметическое, равное 10,0 кг?



## ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ

Особи, составляющие тот или иной вид животных, растений и микроорганизмов, не являются однородными. Каждый организм, обладая общими и характерными для вида чертами, имеет и свои индивидуальные генотипические и фенотипические особенности.

Вид состоит из отдельных популяций, которые представляют совокупность особей одного вида, характеризующихся общностью местообитания и приспособления к данным условиям жизни. Популяция складывается под влиянием условий существования на основе взаимодействия трех факторов эволюции: наследственности, изменчивости и отбора. Породы животных и сорта растений также являются популяциями, искусственно созданными человеком.

Поскольку основные генетические закономерности являются общими для всей живой природы и социальная жизнь человека не свела на нет роль биологических факторов в его жизни, человек как вид *Homo sapiens* также складывается из отдельных популяций.

Знание закономерностей наследования в популяциях представляет интерес для эволюционного учения, селекции, антропогенетики и медицины.

### ЗАНЯТИЕ 14

**Тема.**  
**Наследование**  
**в популяциях.**

Изучение наследования в популяциях связано с изучением их генотипического состава в сменяющихся поколениях, т. е. с определением частот различных генотипов и аллелей.

Частота определенного генотипа в популяции — это относительное количество особей данного генотипа, выраженное в долях единицы или процентах (за единицу или 100% принимается общее число особей в популяции или исследуемой выборке). Аналогичным образом рассчитываются и частоты аллелей.

Известно, что среди организмов с половым размножением существуют две различные группы: с самооплодотворением и перекрестным оплодотворением. Проявление закономерностей наследования в популяциях самооплодотворяющихся и перекрестнооплодотворяющихся организмов различны.

Рассмотрим особенности наследования в популяциях организмов с самооплодотворением, типичным примером которых являются самоопыляющиеся растения. Например, при самоопылении гетерозиготных по окраске цветка растений гороха ( $F_1$ ) ( $A$  — красная,

Поко-  
ление

$F_1$

$F_2$

$F_3$

$F_4$

$F_5$

$F_{10}$

\* По  
каждое

$a$  — бе

или в

$F_2$  50%

розигот

мозигот

число

Что

лению

минант

было 3

17 к 15,

Таки



Таблица 25

Поко- ление	$AA \times aa$ Соотношение генотипов			Частота генотипов (в %)	
				гомози- гот	гетеро- зигот
$F_1$ $F_2^*$	1AA	$Aa$ 2Aa	1aa	0 50,00	100 50,00
$F_3$	$\begin{array}{c} \downarrow \quad \downarrow \\ 4AA \quad 2AA \\ \hline 6AA \end{array}$	$\begin{array}{c} \downarrow \quad \downarrow \\ 4Aa \quad 2aa \\ \hline 6aa \end{array}$	или 2Aa	75,00	25,00
$F_4$	$\begin{array}{c} \downarrow \quad \downarrow \\ 12AA \quad 2AA \\ \hline 14AA \end{array}$	$\begin{array}{c} \downarrow \quad \downarrow \\ 4Aa \quad 2aa \\ \hline 14aa \end{array}$	или 2Aa	87,50	12,50
$F_5$	$\begin{array}{c} \downarrow \quad \downarrow \\ 28AA \quad 2AA \\ \hline 30AA \end{array}$	$\begin{array}{c} \downarrow \quad \downarrow \\ 4Aa \quad 2aa \\ \hline 30aa \end{array}$	или 2Aa	93,75	6,25
$F_{10}$	$\begin{array}{c} \vdots \\ 511AA \end{array}$	$\begin{array}{c} \vdots \\ 2Aa \end{array}$	$\begin{array}{c} \vdots \\ 511aa \end{array}$	99,80	0,20

\* При выписывании последовательных поколений условно принимается, что каждое растение дает четырех потомков.

$a$  — белая) в потомстве ( $F_2$ ) получится расщепление  $1AA : 2Aa : 1aa$ , или в процентном отношении  $25AA : 50Aa : 25aa$ . Следовательно, в  $F_2$  50% растений гомозиготы (25%  $AA + 25\% aa$ ) и 50% — гетерозиготы ( $Aa$ ). В следующем поколении ( $F_3$ ) (табл. 25) число гомозиготных генотипов составит уже 75% и, наконец, в  $F_{10}$  — 99,80%; число гетерозигот при этом уменьшается до 0,20%.

Что касается соотношения по фенотипу, то от поколения к поколению происходит постепенное выравнивание частот растений с доминантным и рецессивным признаками. Так, если в  $F_2$  соотношение было 3 красноцветковых к 1 белоцветковому, то в  $F_5$  оно составило 17 к 15, а в  $F_{10}$  — 513 к 511.

Таким образом, генетическая сущность самооплодотворения



(самоопыления) сводится к тому, что гены, находящиеся в гетерозиготном состоянии, переходят в гомозиготное состояние, т. е. идет процесс гомозиготизации, или процесс разложения популяции на линии с различными генотипами.

Следовательно, в дикой природе популяции растений самоопылителей представлены преимущественно гомозиготными формами. Аналогичное явление свойственно и сортам самоопыляющихся растений: пшенице, ячменю и т. п. Практически такие популяции и сорта представлены чистыми линиями, т. е. группами потомков одного самоопыляющегося растения. Это открытие было сделано еще в 1903 г. В. Иоганнсенем.

У высших животных и у растений-перекрестноопылителей к гомозиготизации приводит родственное скрещивание, или инбридинг, широко применяемое в селекции. У человека к такому же результату приводят родственные браки.

У перекрестнооплодотворяющихся организмов формирование и поддержание популяции основано на свободном скрещивании особей с различными генотипами, т. е. панмиксии.

Поскольку в панмиктической популяции следующее поколение воспроизводится за счет разнообразных сочетаний различных гамет, произведенных родительскими организмами, численность особей того или иного генотипа будет определяться частотой разных типов гамет родителей.

Представим, что в какой-то группе особей встречаются только формы, гомозиготные по разным аллелям одного гена, т. е.  $AA$  и  $aa$ , и число их одинаково. Такая группа будет производить равное число мужских и женских гамет с генами  $A$  и  $a$  ( $0,5A$  и  $0,5a$ ). Если особи будут свободно скрещиваться между собой, т. е. будет осуществляться панмиксия, то встреча гамет при оплодотворении будет являться случайным событием. В результате осуществляются следующие комбинации:

Сперматозоиды Яйцеклетки	$0,5 A$	$0,5 a$
$0,5 A$	$0,25 AA$	$0,25 Aa$
$0,5 a$	$0,25 Aa$	$0,25 aa$

При этом доминантные гомозиготы  $AA$  возникают с частотой  $0,25$ , гетерозиготы  $Aa$  —  $0,5$  и рецессивные гомозиготы —  $0,25$ . В следующем поколении при том же условии равновероятного образования разных типов гамет частота их с доминантной аллелью  $A$  будет равной  $0,5$  ( $0,25$  от доминантных гомозигот  $AA + 0,25$  от ге-

терозигот  $Aa$ ). Частота гамет с рецессивной аллелью  $a$  составит также  $0,5$  ( $0,25$  от гомозигот  $aa + 0,25$  от гетерозигот  $Aa$ ), т. е. соотношение гамет будет такое же, как в предыдущем поколении. Поэтому относительная частота разных генотипов при свободном скрещивании в популяции вновь будет  $0,25 AA : 0,50 Aa : 0,25 aa$ . Отсюда следует, что в последовательных поколениях панмиктиче-



ской популяции относительная частота гамет с доминантной и рецессивной аллелями сохраняется на одном уровне: 0,5  $A$  и 0,5  $a$ , или, иначе, популяция находится в равновесии.

В 1908 г. Г. Гарди и В. Вайнберг предложили формулу, отражающую распределение генотипов и фенотипов в панмиктической популяции. Если общее число гамет, образуемых в популяции, принять за единицу и частоту доминантной аллели ( $A$ ) обозначить  $q$ , тогда частота рецессивной аллели ( $a$ ) будет  $1-q$ . При этих частотах в потомстве будут следующие отношения:

Проанализировав решетку Пеннета, получим формулу Гарди — Вайнберга, отражающую распределение генотипов в популяции:

♀ \ ♂	$qA$	$(1-q)a$
$qA$	$q^2AA$	$q(1-q)Aa$
$(1-q)a$	$q(1-q)Aa$	$(1-q)^2aa$

$$q^2AA : 2q(1-q)Aa : (1-q^2)aa.$$

Пользуясь формулой Гарди — Вайнберга, можно рассчитать относительную частоту генотипов и фенотипов в популяции. Начав с частоты распространения в популяции рецессивных форм ( $aa$ ), легко определить частоту рецессивной аллели.

Например, в популяции человека кареглазые индивидуумы составляют 51%, или 0,51, голубоглазые — 49%, или 0,49. Известно, что карие глаза ( $A$ ) доминируют над голубыми ( $a$ ). Исходя из формулы Гарди — Вайнберга, частота голубоглазых ( $aa$ ) равняется  $(1-q)^2$ , тогда частота встречаемости аллели  $a$  будет равна:

$$\sqrt{(1-q)^2} = \sqrt{0,49} = 0,7.$$

Зная, что сумма частот аллелей равна единице, определим частоту доминантной аллели  $A$ :

$$q = 1 - 0,7 = 0,3$$

Частота доминантных гомозигот  $AA$  составит:

$$q^2 = 0,3^2 = 0,09, \text{ или } 9\%$$

Далее определяем частоту гетерозиготных генотипов, подставляя в формулу найденную частоту аллели  $A$ :

$$2q(1-q) = 2 \cdot 0,3(1-0,3) = 0,42, \text{ или } 42\%.$$

Итак, среди 51% кареглазых людей в данной популяции 42% гетерозигот и лишь 9% гомозигот.

Следовательно, пользуясь формулой Гарди—Вайнберга, учтя частоты разных фенотипов в популяции, можно составить представление о распределении в ней соответствующих генотипов.

Следует помнить, что формула Гарди—Вайнберга применима при определенных условиях: 1) для одной пары аутосомных аллелей; 2) если спаривание особей и сочетание гамет при оплодотво-



рении в популяции совершается случайно; 3) если прямые и обратные мутации происходят настолько редко, что их частотой можно пренебречь; 4) если популяция достаточно многочисленна; 5) если особи разных генотипов имеют одинаковую жизнеспособность, плодовитость и, следовательно, не подвергаются отбору. Очевидно, что в природных популяциях эти условия далеко не всегда осуществляются, ограничивая тем самым приложение формулы Гарди — Вайнберга.

Знание частоты встречаемости некоторых признаков в человеческом обществе позволяет рассчитывать частоту генов, например частоту аллелей групп крови, различных заболеваний и др., и решать многие проблемы антропогенетики. Зная распространение той или иной полезной или вредной для селекции мутации, можно рассчитать вероятность встречаемости ее в гомо- и гетерозиготном состоянии, что необходимо для выбора методов селекции.

### *Цель занятия*

Знакомство с закономерностями наследования в популяциях: движение популяции у самооплодотворяющихся организмов (процесс гомозиготизации); определение соотношения генотипов в модельной популяции при различных заданных соотношениях гамет; определение частот аллелей и генотипов по фенотипическим частотам с помощью формулы Гарди—Вайнберга.

### *Оборудование*

Два мешочка из темной ткани на трех студентов; черные и белые картонные кружочки диаметром около 15 мм (по 100 штук в каждом мешочке с различными соотношениями).

### **Выполнение работы**

**Знакомство с динамикой генотипов в популяциях самооплодотворяющихся организмов.** Работу студенты выполняют по подгруппам из трех человек.

Каждый студент должен определить частоты генотипов и фенотипов по окраске венчика ( $A$  — красная,  $a$  — белая) в пяти поколениях при самоопылении растений гороха при определенном соотношении исходных растений.

В качестве примера разберем случай с исходным соотношением:  $3Aa$  и  $2aa$ . Прежде всего следует выбрать какой-либо коэффициент размножения. Наиболее удобно принять, что каждый организм дает четырех потомков. Теперь можно приступить к расчету частот генотипов в пяти последовательных поколениях. Удобнее для этой цели составить таблицу по образцу таблицы 26. В исходном поколении — 40% гомозигот и 60% гетерозигот. Три исходных растения  $Aa$  дадут при самоопылении 12 потомков ( $3 \times 4$ ) в соотношении по генотипу  $1:2:1$ , или  $3AA:6Aa:3aa$ . Два гомозиготных

Поко- ление
Исхо- ное
$F_1$
$F_2$
$F_3$
$F_4$
$F_5$
рецессив- $F_1$ будет сравнени- подобны



Т а б л и ц а 26

Поко- ление	Соотношение генотипов	%	
		гомозигот	гетеро- зигот
Исход- ное	$3Aa$ $2aa$	40,00	60,00
$F_1$	$3AA$ $6Aa$ $3aa$ $3aa$ $11aa$	70,00	30,00
$F_2$	$12AA$ $6AA$ $12Aa$ $6aa$ $44aa$ $18AA$ $50aa$ или $9AA$ $6Aa$ $25aa$	85,00	15,00
$F_3$	$36AA$ $6AA$ $12Aa$ $6aa$ $100aa$ $42AA$ $106aa$ или $21AA$ $6Aa$ $53aa$	92,5	7,50
$F_4$	$84AA$ $6AA$ $12Aa$ $6aa$ $212aa$ $90AA$ $218aa$ или $45AA$ $6Aa$ $109aa$	96,25	3,75
$F_5$	$180AA$ $6AA$ $12Aa$ $6aa$ $436aa$ $186AA$ $442aa$ или $93AA$ $6Aa$ $221aa$	98,13	1,87

рецессива ( $aa$ ) дадут 8 ( $2 \times 4$ ) подобных себе потомков. Итого в  $F_1$  будет 3  $AA$ , 6  $Aa$  и 11  $aa$ , или уже 70% гомозигот  $AA$  и  $aa$  по сравнению с 40% в исходном поколении. Получаем  $F_2$ , ведя расчет подобным же образом: 18  $AA$ , 12  $Aa$  и 50  $aa$ . В целях удобства здесь



и в последующем, где это можно сделать, сокращаем коэффициенты на 2 и получаем 9  $AA$ , 6  $Aa$  и 25  $aa$ , т. е. число гомозигот возрастает до 85%.

Ведя расчет и дальше таким же образом, в  $F_5$  получаем соотношение 93  $AA$ , 6  $Aa$  и 221  $aa$ , т. е. уже 98,13% гомозигот.

Таким образом, наблюдается процесс гомозиготизации — возрастание числа гомозиготных генотипов (с 40,00 до 98,13%). Следствием гомозиготизации является также появление гомозиготных доминантных генотипов, число которых возрастает от поколения к поколению и которых не было среди исходных форм.

Обратите внимание, что начиная с  $F_1$  пропорция гетерозигот от поколения к поколению уменьшается ровно в два раза. И еще один интересный факт: благодаря гомозиготизации постоянно увеличивается число рецессивных фенотипов ( $aa$ ).

Правильность всех расчетов можно проверить по формуле, по которой рассчитывается соотношение в разных поколениях при самооплодотворении исходных форм:

$AA$	$Aa$	$aa$
$\frac{(2^n - 1) \times K_{Aa} + 2^{n+1} \times K_{AA}}{2^n \times (2 \times K_{AA} + K_{Aa}) - K_{Aa}}$	$\frac{2 \times K_{Aa}}{2^n \times (2 \times K_{Aa} + K_{Aa}) - K_{Aa}}$	$\frac{(2^n - 1) \times K_{Aa} + 2^{n+1} \times K_{aa}}{2^n \times (2 \times K_{aa} + K_{Aa}) - K_{Aa}}$

где  $K_{Aa}$ ,  $K_{AA}$ ,  $K_{aa}$  — коэффициенты, стоящие перед соответствующим генотипом в исходной популяции,  $n$  — порядковый номер поколения (если исходное  $F_0$ ). Рассчитаем с помощью этой формулы соотношение особей разного генотипа в  $F_5$  для рассмотренного примера. Доминантных гомозигот будет  $2^5 (2 \times 0 + 3) - 3 = 93$ . Гетерозигот будет  $2 \times 3 = 6$ , а рецессивных гомозигот:  $2^5 (2 \times 2 + 3) - 3 = 224 - 3 = 221$ . Таким образом, получилось такое же соотношение, как и в таблице 26. Из этого соотношения видно, что в популяции число белоцветковых рецессивных форм возросло от 40% в исходной до 69% в пятом поколении.

Теперь каждый из трех студентов подгруппы проделывает такую же работу индивидуально: первый студент берет исходное соотношение 1  $Aa$  : 2  $aa$ ; второй — 1  $AA$  : 2  $Aa$  и третий — 2  $AA$  : 1  $Aa$ .

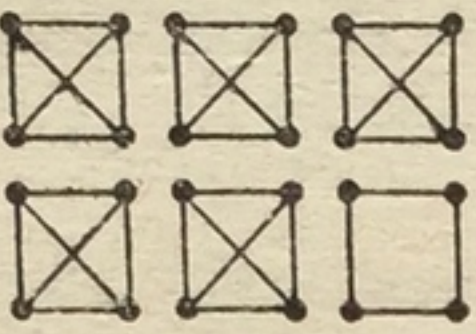
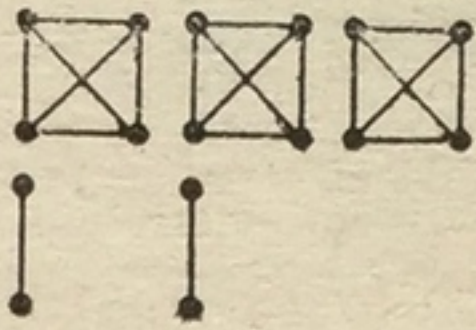

Проверьте свои расчеты. Должно получиться:

$$\begin{aligned} &31 \text{ } AA : 2 \text{ } Aa : 159 \text{ } aa; \\ &63 \text{ } AA : 2 \text{ } Aa : 31 \text{ } aa; \\ &159 \text{ } AA : 2 \text{ } Aa : 31 \text{ } aa. \end{aligned}$$

По окончании расчетов студенты одной подгруппы сравнивают полученные результаты и убеждаются, что независимо от исходных соотношений наблюдается одна и та же закономерность — гомозиготизация.



Таблица 27

Цвет кружков	Черный Черный	Черный Белый	Белый Белый
Генотип	$AA$	$Aa$	$aa$
Число	 58	 36	 6

Составление модельных панмиктических популяций при заданных частотах гамет. Те же подгруппы студентов составляют модельную популяцию при определенных заданных частотах гамет. Гаметы условно представлены картонными кружочками. Кружочек черного цвета обозначает гамету с доминантной аллелью  $A$ , белого — с  $a$ . Каждая подгруппа получает два мешочка со 100 «гаметами»: в одном «яйцеклетки», в другом — «сперматозоиды». Один из студентов вытаскивает, не глядя в мешок, по одному кружочку («яйцеклетке»), другой проделывает то же самое со «сперматозоидами», а третий записывает получившееся сочетание «гамет», т. е. «зиготу». Если вытащены два черных кружочка, они означают генотип  $AA$ , черный и белый —  $Aa$ , два белых —  $aa$ . Затем кружочки каждый раз возвращают в мешочек и тщательно перемешивают; это повторяется 100 раз.

Поскольку мужские и женские «гаметы» студент вытаскивает не глядя, т. е. случайно и столь же случайно они комбинируются при «оплодотворении», этим имитируются условия панмиксии.

Записывать ход работы удобно так, как в таблице 27 (правило конвертов см. в занятии 13).

Приведенные цифры получились при следующем заданном соотношении «яйцеклеток» и «сперматозоидов»: 70 (черные  $A$ ) и 30 (белые  $a$ ) в каждом мешке. Теперь необходимо составить теоретически ожидаемое соотношение генотипов для заданного соотношения гамет, сравнить с ним фактически полученное и выяснить, существуют ли между ними различия и случайны ли они.

Составим решетку Пеннета для того, чтобы определить теоретически ожидаемое отношение.

Эти результаты удобнее выразить в целых числах, т. е. умножить их на 100.

Теперь нужно составить табли-

♀ \ ♂	$0,7 A$	$0,3 a$
$0,7 A$	$0,49 AA$	$0,21 Aa$
$0,3a$	$0,21 Aa$	$0,09aa$



Таблица 28

Данные	Частоты генотипов			
	AA	Aa	aa	Всего
Фактически полученные ( $p$ ) . . . . .	58	36	6	100
Теоретически ожидаемые ( $q$ ) . . . . .	49	42	9	100
Отклонение ( $d$ ) . . . . .	+9	-6	-3	
$d^2$ . . . . .	81	36	9	
$\chi^2 = \sum \frac{d^2}{q} = 1,65 + 0,85 + 1,00 = 3,50;$ $n' = 2; P > 0,05.$				

цу по типу таблицы 28, внести в нее фактически полученные и теоретически ожидаемые частоты и, сравнив их методом  $\chi^2$ , доказать соответствие фактов теории. В данном случае  $P > 0,05$ ; следовательно, полученное отношение не отличается от ожидаемого.

Аналогичным образом проводится работа студентами всех подгрупп. Частоты гамет для разных подгрупп могут быть следующие (табл. 29).

Таблица 29

№ подгрупп	Частоты гамет	
	A (черный кружок)	a (белый кружок)
1	0,1	0,9
2	0,9	0,1
3	0,2	0,8
4	0,8	0,2
5	0,3	0,7
6	0,6	0,4
7	0,4	0,6
8	0,5	0,5

**Определение частот аллелей по соотношению фенотипов в популяции. Решение задач.** Эта часть работы выполняется следующим образом: один из студентов решает задачу на доске, остальные записывают ее в тетради.

Формула Гарди—Вайнберга, как уже говорилось, позволяет определить частоты аллелей гена и генотипов по фенотипическим частотам в популяции.

**Задача 1.** В популяции беспородных собак города Владивостока было найдено 245 животных коротконогих и 24 с нормальными ногами. Коротконогость у собак—

доминантный признак ( $A$ ), нормальная длина ног — рецессивный ( $a$ ). Определить частоту аллелей  $A$  и  $a$  и генотипов  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$  в данной популяции.

Поскольку известно, что нормальная длина [ног] — рецессивный признак, нам известен генотип нормальных собак —  $aa$ . Отсюда можно определить частоту аллели  $a$ . Выражаем частоту генотипа



Таблица 30

Данные	Длина ног		
	короткая AA	нормаль- ная Aa	всего
Фактические частоты . . . . .	245	24	269
Теоретическое отношение . . . . .	0,49	0,42	1,00
Теоретические частоты . . . . .	132	113	269
	245		

$aa = (1 - q)^2$  в долях единицы. Общее количество собак принимаем за 1.  $245 + 24 = 269 = 1$ . Тогда  $(1 - q)^2 = \frac{24}{269} = 0,09$ . Находим частоту рецессивной аллели  $a = \sqrt{(1 - q)^2} = \sqrt{0,09} = 0,3$ . Тогда частота доминантной аллели  $A$  будет:  $q = 1 - 0,3 = 0,7$ , а частота доминантных гомозигот  $AA$  соответственно:

$$q^2 = 0,7^2 = 0,49.$$

Частота гетерозигот  $Aa$  составит:

$$2q(1 - q) = 2 \cdot 0,7(1 - 0,7) = 0,42.$$

Теперь можно рассчитать возможное количество собак разных генотипов среди изученных 269 (табл. 30).

**Задача 2.** В популяциях Европы на 20 000 человек встречается 1 альбинос. Определите генотипическую структуру популяции.

Находим частоту рецессивных гомозигот  $aa$  и выражаем ее в долях единицы:

$$(1 - q)^2 = \frac{1}{20\,000 + 1} = 0,00005.$$

Тогда частота аллели альбинизма  $a$  составит:

$$\sqrt{(1 - q)^2} = \sqrt{0,00005} = 0,007.$$

Частота доминантной аллели  $A$  будет:  $q = 1 - 0,007 = 0,993$ , а частота доминантных гомозигот составит:  $q^2 = 0,993^2 = 0,986$ . Гетерозиготы составляют:  $2q(1 - q) = 2 \cdot 0,993(1 - 0,993) = 0,014$ . Следовательно, генотипическая структура европейской популяции такова:  $AA$  — 0,98595,  $Aa$  — 0,01400,  $aa$  — 0,00005, или в абсолютных цифрах соответственно 19 720; 280 и 1.

Обратите внимание, что при низкой частоте рецессивных аллелей в популяции (задача 2) они преимущественно находятся в гетерозиготном состоянии. Так, при частоте ее 0,007 в гетерозиготе аллелей  $a$  примерно в 140 раз больше, чем в гомозиготе. При частоте 0,3 (задача 1) в гетерозиготе лишь в 2 раза больше рецессивных аллелей, чем в гомозиготе.



Таблица 31

	Частота лиц с группами крови			Частота аллелей	
	MM	MN	NN	M	N
Эскимосы:					
Абсолютное кол-во . . . . .	475	89	5		
В долях единицы <sup>1</sup> . . . . .	0,84	0,15	0,01	0,92	0,08
Исландцы:					
Абсолютное кол-во . . . . .	233	385	129		
В долях единицы <sup>1</sup> . . . . .	0,31	0,51	0,18	0,56	0,44

<sup>1</sup> Заполняется в процессе решения задачи.

**Задача 3.** При неполном доминировании частоты аллелей и генотипов можно определять и без формулы Гарди—Вайнберга.

Сравним две популяции — эскимосов Гренландии и исландцев — по группам крови системы MN (табл. 31).

В данном случае каждый из трех генотипов имеет отличный от других фенотип, благодаря чему легко рассчитать частоты соответствующих аллелей. Частоты аллелей определяются следующим образом: у эскимосов частота генотипа MM составляет 0,84; одновременно это и частота аллелей M. Эта же аллель есть и в гетерозиготе MN с частотой  $\frac{0,15}{2} = 0,075$ . Итого частота аллели M =  $0,84 + 0,075 \approx 0,92$ . Аналогичным образом определяется частота аллели N. Такой же расчет производится и для популяции исландцев.

**Задача 4.** В исходной выборке ржи соотношение гомозиготных нормальных по росту растений (AA) и карликов (aa) — 3 : 2. Определите генотипическую структуру F<sub>2</sub>.

Сначала рассчитаем частоты гамет, образуемых исходными растениями. На 3 гаметы A будут 2 гаметы a, отсюда можно рассчитать генотипическую структуру F<sub>1</sub>:

♀ \ ♂	3A	2a
3A	9AA	6Aa
2a	6Aa	4aa

Итого 9AA : 12Aa : 4aa, или 21 нормальное и 4 карликовых растения. Эта популяция панмиктическая, и она должна находиться в равновесии, т. е. F<sub>2</sub> будет иметь такую же генотипическую структуру, как и F<sub>1</sub>. Действительно, если принять, что каждое растение образует 10 гамет, то гамет с аллелью A будет 150 (90 от AA и 60 от Aa), а с аллелью a — 100 (40 от aa и 60 от Aa), т. е. соотношение гамет A и a останется то же — 3 A к 2 a.

Вопросы  
1. В  
ных (A  
самоопы  
пов в F<sub>4</sub>  
2. П  
ты генот  
зигота A  
3. В  
ной (AA  
кое буд  
4. В  
цессивн  
с домин  
нотипов  
А есл  
зами и 1  
5. Гру  
типом аа  
колени  
щееся за  
единицы  
равновес  
6. Гру  
нотипом  
лении ус  
частоты з  
ляции, вы  
7. Что  
Гарди—В  
генотипов  
8. Нап  
ляции в  
2 AA : 1 A  
9. Две  
первая —  
0,53 aa. К  
нии при ус  
10. Им  
типов:  
Опреде  
новятся во  
панмиксии  
11 Зак. 1073



## Вопросы и задачи

1. Взяты 4 растения гороха красноцветковых гетерозиготных ( $Aa$ ) и 1 тоже красноцветковое гомозиготное ( $AA$ ). Горох — самоопылитель. Определите соотношение генотипов и фенотипов в  $F_4$ .

2. Пользуясь приведенной на с. 156 формулой, определите частоты генотипов в  $F_7$  при самоопылении. Исходное растение — гетерозигота  $Aa$ .

3. Высеяны в равных количествах семена пшеницы красной ( $AA$  и  $Aa$ ) и белозерной ( $aa$ ). Пшеница — самоопылитель. Какое будет соотношение красных и белых семян через 10 лет?

4. В один сосуд помещено 10 пар мух дрозофилы из линии с рецессивными коричневыми глазами и 50 пар — из линии дикого типа с доминантными красными глазами. Какое будет соотношение фенотипов в  $F_5$  при условии панмиксии?

А если исходное соотношение мух — 50 пар с коричневыми глазами и 10 пар дикого типа?

5. Группа состоит из 10% особей с генотипом  $AA$  и 90% с генотипом  $aa$ . Показать, что в условиях панмиксии в первом же поколении возникает равновесие генотипов  $AA$ ,  $aa$  и  $Aa$ , подчиняющееся закону Харди—Вайнберга. Установить частоты (в долях единицы) этих трех генотипов в популяции после установления равновесия.

6. Группа состоит из 80% особей с генотипом  $DD$  и 20% — с генотипом  $dd$ . Показать, что в условиях панмиксии в первом же поколении установится равновесие генотипов  $DD$ ,  $dd$ ,  $Dd$ . Определить частоты этих трех генотипов после установления равновесия популяции, выразив частоты в долях единицы.

7. Что должно произойти с популяцией, подчиняющейся правилу Харди—Вайнберга, за 10 поколений, если исходное соотношение генотипов 25%  $AA$ , 25%  $aa$  и 50%  $Aa$ ?

8. Напишите генотипическую структуру панмиктической популяции в  $F_3$ , если исходное соотношение генотипов было: 2  $AA$  : 1  $Aa$  : 3  $aa$ .

9. Две популяции имеют следующие генотипические частоты: первая — 0,24  $AA$ , 0,32  $Aa$  и 0,44  $aa$ ; вторая — 0,33  $AA$ , 0,14  $Aa$  и 0,53  $aa$ . Каково будет соотношение генотипов в следующем поколении при условии панмиксии?

10. Имеются три группы особей со следующей частотой генотипов:

60% особей  $PP$  и 40% —  $pp$ ;  
50% особей  $PP$ , 30% —  $Pp$  и 20%  $pp$ ;  
30% особей  $PP$ , 40% —  $Pp$  и 30%  $pp$ .

Определить, какие частоты (в %) генотипов  $PP$ ,  $Pp$ ,  $pp$  установятся во втором поколении в каждой из трех групп при условии панмиксии.



11. Соотношение генотипов в выборке следующее: 1  $AA$  и 1  $aa$ . Определите генотипическую структуру  $F_5$  в случае самоопыления и панмиксии.

12. Соотношение генотипов в выборке следующее: 10  $aa$ , 1  $AA$  и 10  $Aa$ . Определите генотипическую структуру в  $F_3$  в случае самоопыления и панмиксии.

13. Соотношение генотипов в выборке следующее: 10  $AA$ , 1  $aa$  и 1  $Aa$ . Определите соотношение генотипов в  $F_3$  в случае самоопыления и панмиксии.

14. Где легче отобрать доминантные гомозиготные опушенные растения — у ржи (перекрестник) или у пшеницы (самоопылитель)?

15. В какой популяции больше шансов найти гетерозиготные формы — ржи или пшеницы?

16. При изучении панмиктической популяции было установлено, что гомозиготы по рецессивным генам ( $a, b, c, d, e$ ) встречаются в популяции со следующей частотой:  $aa$ —10%,  $bb$ —1,0%,  $cc$ —0,1%,  $dd$ —0,01%,  $ee$ —0,001%. Предлагается вычислить для каждого из пяти генов частоты доминантных и рецессивных аллелей и генотипическую структуру популяции.

17. У крупного рогатого скота породы шортгорн генотип  $RR$  имеет красную масть,  $Rr$  — чалую и  $rr$  — белую. В этой породе было зарегистрировано 4169 красных животных, 3780 чалых и 756 белых. Определите частоты аллелей  $R$  и  $r$ , выразив их в %.

18. В трех популяциях человека частоты генотипов при неполном доминировании аллелей  $M$  и  $N$  составили

в первой популяции:  $MM$  — 25%;  $NN$  — 25%;  $MN$  — 50%;  
во второй популяции:  $MM$  — 49%;  $NN$  — 4%;  $MN$  — 47%;  
в третьей популяции:  $MM$  — 4%;  $NN$  — 81%;  $MN$  — 15%.

Определить частоты аллелей  $M$  и  $N$  в каждой из этих популяций, выразив их в долях единицы.

19. В панмиктической популяции соотношения трех аллелей следующие: 1  $A$  : 1  $a$ ; 99  $B$  : 1  $b$  и 1  $D$  : 99  $d$ . Определите частоты разных генотипов по каждой паре аллелей.

20. В одной панмиктической популяции частота аллели  $b$  равна 0,1, а в другой — 0,9. В какой популяции больше гетерозигот?

РЕКОМЕН

Л о б  
вами селе

Л о б

Д у б

Д у б

Мед

Рок

Лак

Роск

ская наук

Проз



#### РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Лобашев М. Е., Ватти К. В., Тихомирова М. М. Генетика с основами селекции. М., «Просвещение», 1979.

Лобашев М. Е. Генетика. Изд-во ЛГУ, 1969.

Дубинин Н. П. Общая генетика. М., «Наука», 1976.

Дубинин Н. П. Горизонты генетики. М., «Просвещение», 1970.

Медведев Н. Н. Практическая генетика. М., «Наука», 1968.

Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск, «Высшая школа», 1967.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., «Высшая школа», 1968.

Роскин Г. И., Левинсон Л. Б. Микроскопическая техника. М., «Советская наука», 1957.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., «Высшая школа», 1960.



## ПОДГОТОВКА МАТЕРИАЛА И ОБОРУДОВАНИЯ К ЗАНЯТИЯМ

### Цитологические основы размножения и материальные основы наследственности

#### К занятию 1

Для приготовления препаратов из растительных объектов удобны корешки лука (*Allium cepa*), конских бобов (*Vicia faba*) и гороха (*Pisum sativum*). Из животных объектов можно использовать эпителий роговицы мыши (*Mus musculus*) или крысы (*Rattus norvegicus*), дробящиеся зародыши морского ежа (*Paracentrotus lividus*).

Приготовление постоянных препаратов для изучения фаз митоза и его особенностей осуществляется заранее по общепринятым методикам (Г. И. Роскин, Л. Б. Левинсон. Микроскопическая техника. М., «Советская наука», 1957; М. П. Прозина. Ботаническая микротехника. М., «Высшая школа», 1960). Для растительных объектов можно рекомендовать фиксатор Навашина и окраску гематоксилином по Гайденгайну. Для животных объектов — фиксатор Буэна и окраску гематоксилином по Бёмеру.

При изучении митоза постоянные препараты можно заменить временными, так называемыми давлеными. Они легко и быстро могут быть приготовлены как студентами на занятиях, так и преподавателями перед занятиями. Для этого необходимо прорастить луковицу, или семена конских бобов, или гороха до появления корешков длиной около 1 см. Приготовление препарата начинается с того, что на предметном стекле с помощью препаровальной иглы отрывают самый кончик корня и на него наносят несколько капель ацеторсеина. Окрашивание и фиксация длятся 5—10 минут. Затем производят мацерацию тканей, для чего препарат на спиртовке слегка подогревают (но не кипятят). Проверяют нужную степень нагревания прикосновением предметного стекла к руке: стекло должно быть теплым. Эту операцию повторяют 2—3 раза. Если краска испарится, ее нужно добавить. Затем окрашенный корешок накрывают покровным стеклом и сильно надавливают большим пальцем руки. Чтобы убрать избыток краски, выступающей из-под покровного стекла, препарат накрывают фильтровальной бумагой. Для распределения клеток тонким слоем можно рекомендовать слегка покатавать карандаш по покровному стеклу. Препарат готов для просмотра.

Для демонстрации разнообразия кариотипов у растений удобны постоянные препараты, приготовленные обычными методами. Для анализа кариотипа человека и животных, имеющих обычно большие числа хромосом, хорошо использовать постоянные препараты, приготовленные после обработки клеток колхицином и гипотоническим раствором. Фиксация по Кларку: 3 части абсолютного этилового спирта и 1 часть ледяной уксусной кислоты. Впредь этот фиксатор для краткости будет обозначаться 3:1. Окраска по Унна или ацеторсеином.

Препараты гигантских хромосом можно приготовить из 4—5-дневных личинок дрозофилы любой линии дикого типа или личинок мотыля (из сем. Chironomidae).

Легче работать с личинками мотыля, чем с личинками дрозофилы. Объясняется это тем, что его личинки крупнее, чем личинки дрозофилы, к тому же и гигантские хромосомы мотыля тоже крупнее (диаметр 20 мкм и длина 270 мкм). Для приготовления препарата гигантских хромосом даже не обязательно пользоваться бинокулярной лупой. Фиксируя личинку одной препаровальной иглой, другой отрывают голову и первый сегмент тела личинки. Во втором сегменте расположены железы. Легким надавливанием иглы можно выдавить содержимое личинки вместе с железами.

Слюнные железы мотыля имеют форму рукавичек, что позволяет их легко определить. Приготовление препарата ведется так же, как и из желез дрозофилы.

Если нет возможности иметь «живой материал», то можно заготавливать его



и хранить сроком до года. Для этого личинок фиксируют в смеси 3:1 и хранят в холодильнике при температуре  $+2...+4^{\circ}\text{C}$ . На занятиях готовят препарат из фиксированных личинок по вышеописанной методике. Для размягчения тканей в этих случаях на 2—5 минут можно добавлять несколько капель 45—60-процентной молочной кислоты.

Ацеторсеин готовят следующим образом: 1 г орсеина растворяют в 100 см<sup>3</sup> 45-процентной уксусной кислоты. После добавления орсеина к уксусной кислоте смесь нагревают до кипения. Перед употреблением ацеторсеин дважды фильтруют.

Демонстрационные таблицы: схема митоза в растительной клетке; схема митоза в животной клетке; типы метафазных хромосом; гигантские хромосомы в ядрах клеток слюнных желез дрозофилы; кариотипы некоторых растений, животных и человека.

### К занятию 2

Для приготовления постоянных цитологических препаратов для демонстрации особенностей мейоза можно использовать пыльники не только лука, но лилии, ржи, табака, традесканции, конских бобов и других растений.

Материал для фиксации надо брать с учетом его биологии, т. е. в то время, когда идет мейоз в пыльниках. Так, например, у ржи мейоз в пыльниках идет в то время, когда колос находится еще в трубке, у лука и табака — в еще не распустившемся зеленом бутоне, у многолетних растений — осенью.

Удобные животные объекты для исследования мейоза — половозрелые самцы прямокрылых (Orthoptera), тритона (Triturus), аксолотля (Amblystoma).

Для приготовления постоянных препаратов из растительных объектов можно рекомендовать фиксацию по Навашину, или по Карнуа, или 3:1. Окраска препаратов гематоксилином по Гайденгайну.

Временные — давленные — препараты могут быть приготовлены как самими студентами на занятии, так и преподавателем перед занятием. Для этого необходимо иметь то же оборудование, что и для приготовления препаратов из корешков растений по теме «Митоз». Препараты, изготовленные из пыльников растений, можно использовать и при изучении стадий митоза.

При приготовлении постоянных препаратов из животных объектов для фиксации берут маленькие кусочки семенников, не более 2—3 мм, поэтому орган помещают в физиологический раствор и измельчают. Фиксировать по Буэну, Карнуа или 3:1. Окраска гематоксилином по Гайденгайну, или по Фельгену, или ацеторсеином.

Материал для этого занятия можно заготовить заранее: колосья ржи нужно собрать в конце мая — начале июня, зафиксировать их фиксатором Карнуа и хранить в 70-градусном спирте.

В этом случае к занятию готовить препарат следующим образом. Пинцетом извлечь пыльник из колоса и поместить на предметное стекло. На него нанести несколько капель ацеторсеина. Затем, пользуясь методикой приготовления препарата из корешка лука (см. с. 164), изготовить препарат.

Демонстрационные таблицы: схема мейоза со всеми возможными вариантами комбинирования негомологичных хромосом в дочерних клетках.

### К занятию 3

Для демонстрации мегаспорогенеза и мегагаметогенеза можно использовать любые крупноцветковые растения: лук, лилию, пастушью сумку, люцерну и др. Процессы мегаспорогенеза настолько типичны, что для демонстрации разных фаз и стадий можно использовать препараты, полученные на разных растениях.

Для изучения сперматогенеза очень удобны семенники мыши, кролика, кузнечиков, сверчков, саранчи.

Разнообразие в строении сперматозоидов можно демонстрировать, используя мазки спермы кролика, лягушки, мыши, петуха.

Очень полезно параллельно с нормой демонстрировать поперечный срез



семенника стерильных отдаленных гибридов (например, мула или гибрида яка с крупным рогатым скотом).

Оогенез удобно изучать на кроликах. Процесс оплодотворения у животных очень удобно демонстрировать на постоянных препаратах, полученных при искусственном осеменении яиц аскариды или икры рыб.

Постоянные цитологические препараты готовятся заранее по общепринятым методикам.

Для демонстрации прорастающей пыльцы используют агаровую среду (1-процентный раствор), содержащую тот или иной сахар (сахарозу, глюкозу, фруктозу). Концентрация сахарного раствора подбирается опытным путем. Проращивание ведется при комнатной температуре и на рассеянном свете от 3 минут до 1 суток в зависимости от объекта.

Используют пыльцу следующих растений: ландыша, колокольчика, гороха, ржи, кукурузы.

Для прорастания пыльцы ландыша или колокольчика можно рекомендовать следующий рецепт среды: 1 г агар-агара, 10 г сахарозы и 100 см<sup>3</sup> воды. После набухания агар-агара в воде добавляют сахарозу и кипятят, постоянно помешивая. Чистые, обезжиренные и сухие предметные стекла (промытые хромпиком, водопроводной и дистиллированной водой, спиртом и эфиром) слегка подогревают. В теплую среду вертикально опускают два сложенных вместе теплых предметных стекла, держа их пинцетом, и тотчас же вынимают. Затем кладут стекла по одному, средой вверх, в чашки Петри. Дают подсохнуть. Проверить подсыхание среды можно иголкой. Если она не оставляет следа на агаре, значит, среда подсохла. После этого рассеивают немного пыльцы на агаре с помощью кисточки. Чашку Петри с предметным стеклом помещают в эксикатор, на дне которого есть вода для увлажнения среды, и ставят его в термостат или комнату, где температура не менее +20... +25 °С. Затем через несколько часов под микроскопом контролируют прорастание пыльцы. Если пыльца проросла, можно фиксировать препарат. Используют фиксатор Навашина с добавлением такого же по объему количества 10-процентного раствора сахарозы. Это делается для того, чтобы пыльцевые трубки не лопнули. Стекла должны находиться в вертикальном положении как 10—15 мин в фиксаторе с сахарозой, так и 1—1,5 ч в чистом фиксаторе. Затем делают обычную проводку и окраску гематоксилином Гайденгайна и заключение препарата в бальзам.

Демонстрационные таблицы: сравнительная схема развития мужских (микроспорогенез и микрогаметогенез) и женских (мегаспорогенез и мегагаметогенез) половых клеток у цветковых растений; сравнительная схема развития мужских (сперматогенез) и женских (оогенез) половых клеток у животных.

## Генетический анализ закономерностей наследования

**Дрозофила как объект изучения закономерностей наследования.** Незаменимым объектом для проведения практических занятий по изучению закономерностей наследования является дрозофила (*Drosophila melanogaster*). Ее преимущества перед другими объектами заключаются в непродолжительном цикле развития (10 суток от момента откладки яйца до вылета имаго), высокой плодовитости (50—200 потомков от одной пары мух), большом числе изученных генов, определяющих легко различимые признаки, малом числе хромосом ( $2n=8$ ), удобстве и дешевизне разведения.

Поскольку при отсутствии других возможностей все занятия по генетическому анализу могут быть проведены на дрозофиле, приведем краткие сведения по биологии и разведению дрозофилы (см. также: Н. Н. Медведев. Практическая генетика. М., «Наука», 1968).

Продолжительность жизненного цикла при оптимальной температуре развития +25 °С составляет 10 суток (1 сутки — эмбриональное развитие, 4—5 суток — личиночное и 4 — стадия куколки). При понижении температуры на 1 °С развитие замедляется в среднем на 1 сутки (например, при +20 °С до 14—15 дней), чем и пользуются при поддержании генетической коллекции линий, а при повышении —

Рис. 41. Наб  
1 — капельниц  
стекло, 8 — со  
рой дрозофилы

соответствен  
шение темпе  
до полной с  
Методик  
жизнеспособ  
Поэтому у с  
жет находит  
причине для  
(внешний ви  
скрещивания  
необходимо  
ние 6—8 ч  
ранные за эт  
ко большему  
самки после  
темный.  
В первы  
ненное, свет  
Три — пять  
с таким же  
поколение. Г  
ления, в рез  
до 200 яиц, и  
ывают яиц ил  
дывают 3—4  
среду с хоро  
товления. Уп



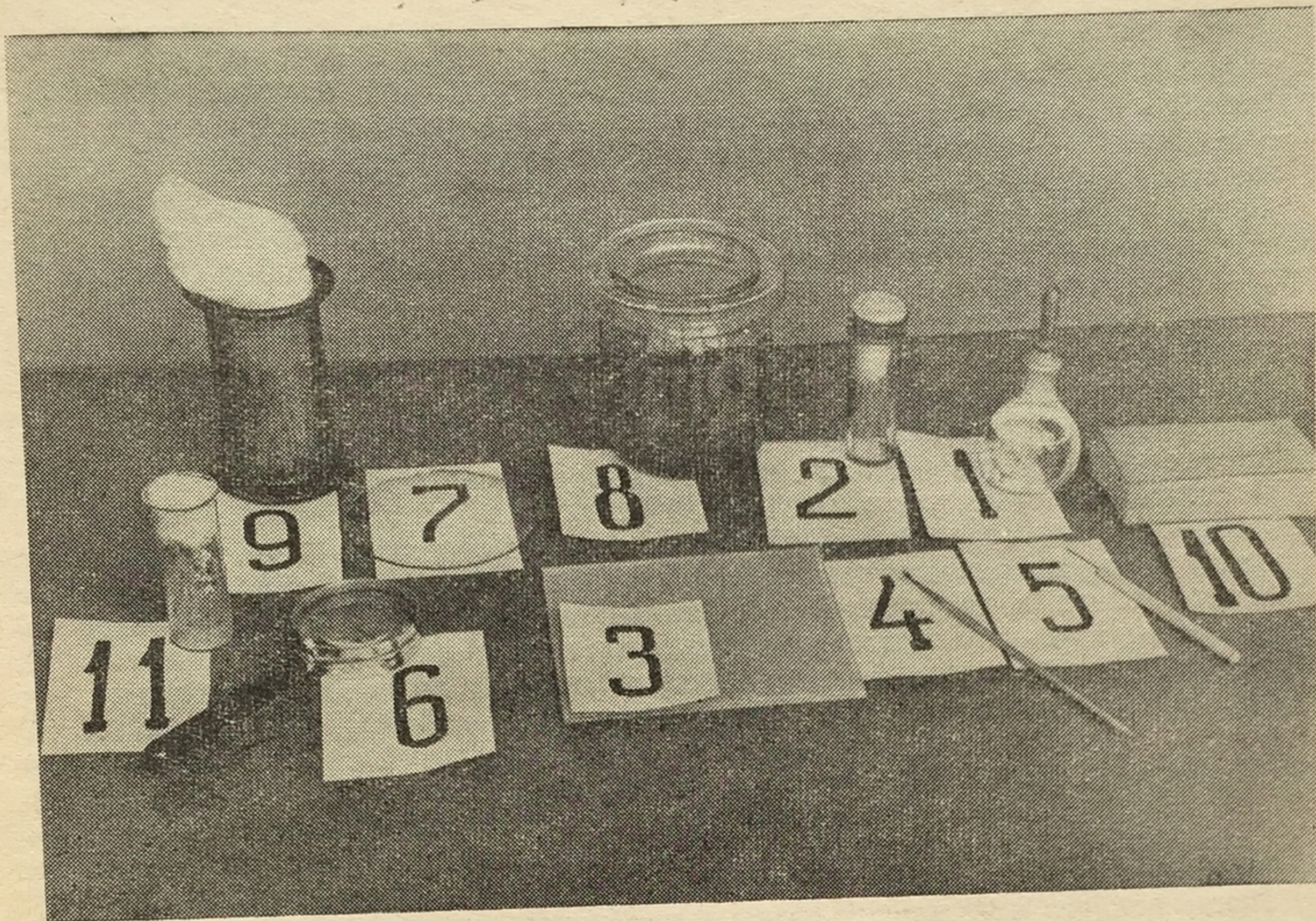


Рис. 41. Набор оборудования для работы с дрозофилой:

1 — капельница, 2 — эфиризатор, 3 — стекло, 4 — кисточка, 5 — игла, 6 — лупа, 7 — часовое стекло, 8 — сосуд для отработанных мух, 9 — вата, 10 — пенопласт, 11 — пробирка с культурой дрозофилы.

соответственно ускоряется (например, при  $+27^{\circ}\text{C}$  до 8—9 суток). Однако повышение температуры выше  $+27^{\circ}\text{C}$  приводит к падению плодовитости мух вплоть до полной стерильности.

**Методика постановки скрещивания.** У самки дрозофилы после спаривания жизнеспособная сперма сохраняется в половых путях в течение нескольких суток. Поэтому у оплодотворенной самки в любой данный момент в семяприемнике может находиться некоторое количество спермы от предыдущей копуляции. По этой причине для скрещивания необходимо брать девственных (виргинных) самок (внешний вид самки и самца см. на рисунке 23). С этой целью перед постановкой скрещивания в той линии, где необходимо получить девственных самок, всех мух необходимо вытряхнуть из пробирки. Так как самки и самцы дрозофилы в течение 6—8 ч после вылупления неспособны к оплодотворению, все мухи, отобранные за этот период, девственные. Самку можно отличить от самца по несколько большему размеру и заостренному кончику брюшка. У самца в отличие от самки последние брюшные сегменты слиты, благодаря чему кончик брюшка темный.

В первые 2—3 ч после вылета у мух не расправлены крылья и тело удлиненное, светлое. Эти признаки мух также служат гарантией их девственности. Три—пять девственных самок соответствующей линии помещают в одну пробирку с таким же количеством самцов другой линии. Эти мухи составляют родительское поколение. При увеличении количества родителей появляется опасность перенаселения, в результате чего плодовитость мух падает. Одна самка может отложить до 200 яиц, но в первые 1,5—2 суток после вылупления самки обычно не откладывают яиц или откладывают их очень мало. Максимальное количество яиц откладывают 3—4-суточные самки. Кладка яиц лучше всего происходит на питательную среду с хорошо проросшими дрожжами, т. е. спустя 1—2 суток после ее приготовления. Употребление среды спустя 3—4 суток после варки не рекомендуется.



Для откладки яиц мухи должны находиться в пробирке 3—5 суток, после чего их выбрасывают, а из отложенных яиц развивается следующее поколение мух. Подсчет мух целесообразнее производить на 2—3-и сутки после начала вылета. В более ранние сроки вылетают преимущественно самки, а в более поздние наблюдается гибель мух.

**Рецепт среды для разведения дрозофилы.** На 100 пробирок требуется: воды — 700 см<sup>3</sup>, агара — 9 г<sup>1</sup>, пекарских дрожжей — 75 г (прессованных), сахарного песка — 25 г, манной крупы — 25 г.

**Варка питательной среды для дрозофилы.** Варить среду рекомендуется в алюминиевой посуде, так как в эмалированной среде, как правило, пригорает.

Все составные части среды отвешивают на технических весах. К навеске агара подливают соответствующее количество холодной воды и при периодическом помешивании доводят до кипения и до растворения агара.

В кипящий раствор агара прибавляют размельченные дрожжи, вновь доводят до кипения и при постоянном помешивании кипятят на слабом огне еще 40 минут. Во время кипения в открытой кастрюле вода испаряется, и по мере ее выкипания доливают горячую воду до первоначального объема. Затем прибавляют сахарный песок и манную крупу при постоянном помешивании, чтобы не образовались сгустки манной крупы и не было пригорания; доводят до кипения и кипятят еще 15 мин. После окончания варки среду охлаждают до 60—70 °С и разливают в пробирки при помощи обыкновенной воронки диаметром около 15 см с натянутой на конец резиновой трубкой, на которую надет зажим Мора. Воронку укрепляют на штативе. Охлаждение необходимо, так как горячую среду трудно равномерно разлить в пробирки; кроме того, среда долго остывает и стенки пробирок сильно отпотевают.

После полного охлаждения среды в пробирках производят засев (смазывание) ее поверхности дрожжами. Для смазывания берут только свежие пекарские дрожжи, которые разбалтывают в водопроводной, а лучше в дистиллированной воде и наносят тонким слоем при помощи кисточки на среду в пробирке так, чтобы вся поверхность была смазана равномерно. Взвесь дрожжей по консистенции должна напоминать молоко.

При отсутствии прессованных дрожжей для варки среды можно пользоваться сухими дрожжами, произведя перерасчет на прессованные — пекарские дрожжи, содержащие 75% воды.

Для разлива среды и дальнейшей работы пробирки устанавливают на специальные деревянные лотки или коробки вместимостью 120—150 пробирок. Размер лотков зависит от устройства термостата для размножения мух и величины пробирок.

Готовые пробирки со средой закрывают плотно ватными пробками. Пробки, бывшие в употреблении, не выбрасывают, а стерилизуют в автоклаве (при давлении  $2,5 \cdot 10^5$  Па 20 мин) или обжигают на пламени спиртовки или газовой горелки. Среда годится для употребления в течение 1—2 суток в зависимости от температуры хранения. Дрожжи хранить в холодильнике при температуре от +1 до +4 °С.

**Посуда, ее мытье и хранение.** Для разведения дрозофилы удобны плоскодонные пробирки 2—3 см в диаметре и 6—8 см высотой. При необходимости можно пользоваться химическими пробирками, банками из-под майонеза или сметаны и т. п. В пробирку наливают питательную среду на уровне 1—1,5 см.

Бывшие в употреблении пробирки освобождают от пробок и живых мух. Пробирки складывают в ведра или другую посуду, заливают водой с небольшим количеством каустической соды или любого стирального порошка (из расчета 20—25 г на ведро) и нагревают до кипения. Этим достигается растворение в горячей воде засохшей среды и частичная дезинфекция пробирок.

<sup>1</sup> Количество агара может быть уменьшено или увеличено на 1—2 г на 100 пробирок в зависимости от его качества. Критерий — среда не должна разжижаться и вытекать при работе с мухами, но в то же время она не должна быть слишком густой или твердой, чтобы личинки могли в ней легко передвигаться.



Такие пробирки очень легко отмываются ершиком. Вымытые пробирки два раза ополаскивают в тазах теплой водой и просушивают на сетчатых лотках. Просохшие пробирки для окончательной дезинфекции помещают на 1—2 ч в сушильный шкаф, где температура  $+100...+120^{\circ}\text{C}$ , после чего остывшие пробирки складывают на специальные лотки.

Все надписи на пробирках (№ линий, обозначение поколений и т. п.) следует делать непосредственно на стекле тушью или стеклографом.

#### К занятию 4

Для скрещивания берут дрозофил двух линий: нормальную (или дикого типа) с серым цветом тела и с черным цветом тела — ген *ebony* (*e*) — III группа сцепления. Отбирают девственных самок любой из линий и скрещивают с самцами другой линии. Для получения  $F_2$  гибриды  $F_1$  скрещивают между собою без отбора девственных самок. При проведении анализирующего скрещивания возможны два пути: девственных самок  $F_1$  скрещивают с самцами *ebony*, самцов  $F_1$  скрещивают с девственными самками *ebony*.

Вместо мутации *ebony* можно использовать другие: из II группы сцепления *cinnabar* (*cn*) — ярко-красная окраска глаз; *brown* (*bw*) — коричневая окраска глаз; *vestigial* (*vg*) — редуцированные крылья; *black* (*b*) — темная окраска тела и из III группы сцепления — *curled* (*cu*) — загнутые крылья и т. п.

К моменту проведения занятий необходимо иметь мух обеих исходных линий, гибридов  $F_1$ ,  $F_2$  и  $F_3$  из расчета по одной пробирке каждого типа на студента.

Демонстрационные таблицы: схема наследования серой и черной окрасок тела у дрозофилы (моногибридное скрещивание) —  $F_1$  и  $F_2$ ; схема анализирующего скрещивания; таблица значений  $\chi^2$  (по Фишеру, с сокращением); наиболее употребительные символы, применяемые при составлении родословных человека; родословные человека с доминантными признаками; родословные человека с рецессивными признаками; родословные человека, на которых можно провести количественный учет расщепления.

#### К занятию 5

Занятие по дигибриднему скрещиванию целесообразно проводить на классическом объекте, с которым работал Мендель, — посевном горохе *Pisum sativum*. Можно использовать сорта, различающиеся по окраске и форме семян: сорт Московский имеет гладкие зеленые семена, сорт Неистощимый — морщинистые желтые.

Подготовка материала к занятию занимает 2 года. В первый год производится посев семян и выращивание растений исходных сортов для проведения скрещивания и получения гибридных семян  $F_1$ .

Семена гороха сеют на расстоянии 15 см друг от друга. После появления всходов следует поставить высокие колья (1 на 2—3 растения) для подвязки растений по мере их роста. В течение вегетационного периода 1—2 раза производят прополку.

Во время начала цветения производят кастрацию бутонов растений одного из сортов и опыление кастрированных бутонов пыльцой второго сорта. Горох — самоопылитель, цветки у него обоопольные. Кастрацию нужно производить в фазе бутона, когда венчик еще не окрашен. Предварительно из соцветия удаляют недоразвитые и отцветшие цветки. При кастрации с помощью пинцета отгибают парус и весла, придерживая их пальцами левой руки. Препаровальной иглой или острым концом пинцета разрезают лодочку вдоль киля и тщательно удаляют все тычинки. Пыльцу, предварительно собранную с отцовских растений, кисточкой или пинцетом наносят на рыльце кастрированного цветка. Опыление можно производить и другим способом — осторожно прикасаясь к рыльцу кастрированного цветка материнского растения треснувшими пыльниками цветка, срезанного с отцовского растения.

Опыление производят или сразу после кастрации, или 1—2 дня спустя, когда



пестик созревает. После кастрации и опыления цветки приводят в прежнее состояние, затем на них надевают бумажные этикетки. Изоляция кастрированных бутонов не обязательна, так как при кастрации венчик не удаляют и рыльце остается закрытым венчиком цветка. После созревания бобы с гибридными семенами  $F_1$  срезают, обмолачивают и хранят в бумажных пакетах до весны следующего года.

На второй год выращивают растения двух исходных сортов, вновь получают по описанной методике гибридные семена  $F_1$ , а также производят посев полученных в первый год гибридных семян и выращивание из них растений. По созревании бобов каждое растение убирают, несколько раз складывают и перевязывают шпагатом, чтобы бобы не полопались во время транспортировки и хранения.

Занятие по дигибриднему скрещиванию можно провести и на дрозофиле. При постановке этого скрещивания нужно использовать линии, маркированные генами из разных групп сцепления (но не из X-хромосомы). Нельзя использовать для скрещивания мутации, затрагивающие одно и то же свойство (например, окраску глаз или окраску тела), так как они будут давать картину взаимодействия генов.

В таблице 32 приведены некоторые наиболее удобные комбинации линий. Все мутации рецессивные.

Демонстрационные таблицы: наследование окраски и формы семян у гороха (с решеткой Пеннета); таблица значений  $\chi^2$  (по Фишеру, с сокращением).

## К занятию 6

К занятию готовят три линии дрозофилы — дикого типа, мутации  $bw$  (*brown*) и  $st$  (*scarlet*), а также гибриды  $F_1$  и  $F_2$  от скрещиваний мух дикого типа с  $st$  (первый вариант скрещивания) и с  $bw$  (второй вариант) и гибриды  $F_1$  и  $F_2$  между линиями  $st$  и  $bw$  (третий вариант).

Методику постановки скрещивания см. на с. 167.

Вместо описанных скрещиваний для занятия можно предложить скрещивание мух  $st$  и  $cn$  (*cinnabar*) — ярко-красные глаза (II группа сцепления), дающее в  $F_1$  красноглазых мух, а в  $F_2$  расщепление 9:7. Красная окраска глаз доминирует и над  $cn$ , и над  $st$ , в  $F_2$  получается расщепление 3:1.

Можно также использовать мутации  $b$  (*black*, II группа сцепления) и  $e$  (*ebony*, III группа сцепления), имеющие черное тело. Гибриды  $F_1$  имеют серое тело, а в  $F_2$  получается расщепление 9:7. Скрещивание серотелых мух с мухами  $b$  и  $e$  дает в  $F_1$  доминирование серой окраски, а в  $F_2$  расщепление 3:1.

Демонстрационные таблицы: наследование окраски глаз у дрозофилы (расщепление 9:3:3:1, комплементарность); наследование окраски коконов у шелкопряда (расщепление 9:7, комплементарность); наследование окраски цветков у льна (расщепление 9:3:4, комплементарность); наследование окраски плодов у тыквы (расщепление 12:3:1, эпистаз); наследование окраски зерен у кукурузы (расщепление 13:3, эпистаз); наследование оперенности ног у кур (расщепление 15:1, некумулятивная полимерия); наследование окраски колосковой чешуи у овса (расщепление 1:4:6:4:1, кумулятивная полимерия); таблица значений  $\chi^2$  (по Фишеру, с сокращением).

Все таблицы, кроме первой, целесообразно воспроизвести не в виде кратких схем, как это сделано в тексте соответствующего занятия, а более подробно. Желательно изображать решетку Пеннета с указанием генотипов и фенотипов соответствующих форм. Там, где это возможно, фенотип представлять в виде рисунка.

Любую из таблиц, кроме первой, можно заменить каким-либо другим примером соответствующего типа взаимодействия генов.

## К занятию 7

К занятию готовят дрозофил двух линий: дикого типа и мутацию (*white* — первая группа сцепления), а также гибриды  $F_1$  и  $F_2$  от скрещивания ♀ дикого типа  $\times$  ♂  $w$  (прямое скрещивание) и ♀  $w \times$  ♂ дикого типа (обратное скрещивание).



Таблица 32

Рекомендуемые комбинации линий дрозофилы для занятия по дигибриднему скрещиванию

Название и описание мутаций из групп сцепления		
II	III	IV
<i>cn</i> — киноварная (яркая) окраска глаз	<i>e</i> — черная окраска тела	
<i>cn</i> — киноварная (яркая) окраска глаз	<i>cu</i> — загнутые крылья	
<i>bw</i> — коричневая окраска глаз	<i>e</i> — черная окраска тела	
<i>bw</i> — коричневая окраска глаз	<i>cu</i> — загнутые крылья	
<i>b</i> — черная окраска тела	<i>st</i> — ярко-красная окраска глаз	
<i>b</i> — черная окраска тела	<i>cu</i> — загнутые крылья	
<i>b</i> — черная окраска тела		<i>eu</i> — уменьшенные глаза или полное отсутствие фасеток
<i>vg</i> — зачаточные крылья	<i>e</i> — черная окраска тела	
<i>vg</i> — зачаточные крылья	<i>st</i> — ярко-красная окраска глаз	
<i>vg</i> — зачаточные крылья		<i>eu</i> } уменьшенные глаза или полное отсутствие фасеток <i>eu</i> <i>eu</i>
	<i>cu</i> — загнутые крылья	
	<i>e</i> — черная окраска тела	

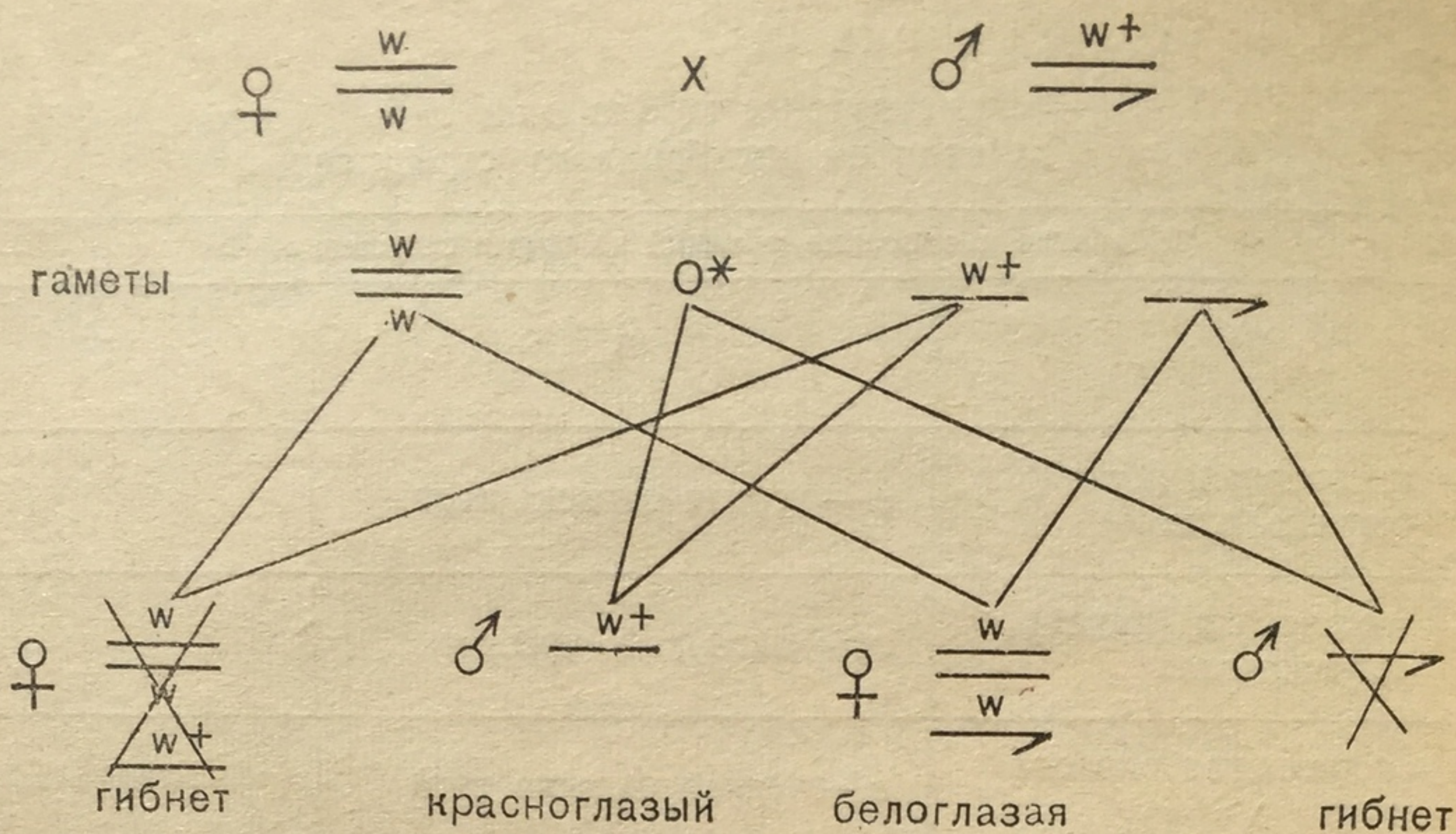
Методику постановки скрещивания см. на с. 167.

Вместо линии *w* можно использовать и другие, например *y* (*yellow*) — желтая окраска тела, *v* (*vermilion*) — киноварная (ярко-красная) окраска глаз и т. п.

При проведении этого занятия следует учесть возможность нерасхождения половых хромосом, что связано с появлением в потомстве так называемых исключительных мух. Например, при скрещивании белоглазой самки с красноглазым самцом в норме в  $F_1$  наблюдается крисс-кросс наследование. Если же у исходной самки произойдет нерасхождение хромосом, то в  $F_1$  могут появиться единичные белоглазые самки (в мать) и красноглазые самцы (в отца): см. схему на с. 172.

Нерасхождение хромосом — процесс, встречающийся крайне редко; исключительные мухи появляются с частотой примерно 0,02—0,05%. Однако этот случай может встретиться при проведении занятий, и появление исключительных мух





необходимо объяснить студентам, подчеркнув, что это — исключение, которое подтверждает правило.

Демонстрационные таблицы: схема определения пола у дрозофилы; наследование признаков, сцепленных с полом (окраска глаз), у дрозофилы: прямое скрещивание; наследование признаков, сцепленных с полом (окраска глаз), у дрозофилы: обратное скрещивание; таблица значений  $\chi^2$  (по Фишеру, с сокращением).

#### К занятию 8

К занятию готовят дрозофил двух линий: дикого типа и *b cn vg* (*black, cinnabar, vestigial*) — II группа сцепления и гибриды  $F_1$  и  $F_b$  ( $F_1 \times bcn\ vg$ ).

Для получения  $F_b$  необходимо брать из  $F_1$  только девственных самок (у самцов дрозофилы кроссинговер не идет) и самцов *b cn vg*.

Вместо линии *b cn vg* можно использовать и другие. Например, из III группы сцепления *st ss e*, где *st* (*scarlet*) — яркая окраска глаз, *ss* (*spineless*) — отсутствие щетинок и *e* (*ebony*) — черное тело.

Из I группы сцепления можно использовать линию *y ct v*, где *y* (*yellow*) — желтое тело, *ct* (*cut*) — заостренный конец крыла и *v* (*vermilion*) — киноварные глаза. В этом случае самок следует брать *y ct v*, а самцов — дикого типа, тогда самки  $F_1$  будут иметь генотип  $\frac{y^+ ct^+ v^+}{y ct v}$ , а самцы  $\frac{y ct v}{y ct v}$ . Скрещивание их между собой будет давать одновременно и  $F_2$  и  $F_b$ . При этом девственных самок  $F_1$  отбирать не нужно.

Демонстрационные таблицы: частоты генотипов в анализирующем скрещивании дигетерозиготы при различных типах наследования. Генетические карты (группы сцепления) дрозофилы.

#### К занятию 9

К этому занятию специальная подготовка материала не требуется.

Демонстрационные таблицы: генетические карты (группы сцепления) дрозофилы; наследование трех сцепленных признаков (*cn b vg*) при анализирующем скрещивании у дрозофилы; рекомбинация сцепленных генов *b cn vg* у дрозофилы; таблица  $\chi^2$  (по Фишеру, с сокращением).



## Изменчивость и методы ее изучения

### К занятию 10

Гербарий листьев белого клевера можно готовить заранее как преподавателю, так и рекомендовать студентам самим собирать его (по 50—100 листьев) во время летней практики. Сбор производить таким образом, чтобы с одного растения (или с куртины, которая может быть клоном, т. е. потомством одного вегетативно размноженного растения) брать только 1 лист. Для этого необходимо собирать листья на расстоянии не менее 5 шагов друг от друга. Каждый студент сортирует листья по фенотипу и определяет их генотип, затем составляет серию аллелей в своей коллекции. Можно составить серию аллелей по данным всей группы и таким образом характеризовать популяции белого клевера одного или нескольких географических районов. Подсчитав относительную частоту встречаемости каждого генотипа, можно приблизительно рассчитать частоту аллелей в описываемой популяции, а затем предложить различного рода задачи с анализом результатов заранее задаваемых скрещиваний.

Коллекции шкурок кроликов можно дополнить или заменить шкурками норок, морских свинок или других животных. У норок описана серия:  $P > p^s > p > p^h$  (стандартная коричневая, стальная голубая, платиновая, белая); у морских свинок:  $C^+, c^h, c^h$  (черная, шиншилла, горностаевая); у кошек:  $C, c^{sh}, c^s, c$  (дикий тип, шиншилла, горностаевая, альбинос) и т. д.

Для знакомства с функциональным (комплементарным) тестом для скрещивания дрозофил из серии *white* можно брать линии с любыми из 12 известных аллелей. Результаты будут различаться только тем, что в случае неполного доминирования окраска глаз самцов и самок в первом типе скрещивания может немного различаться по интенсивности. Кроме линии *cinnabar*, можно использовать *scarlet* — яркие багряные глаза (III хромосома) и др.

Демонстрационные таблицы: схема возникновения серии множественных аллелей; схема функционального (комплементарного) теста на аллелизм; схема серии аллелей, определяющих форму седых пятен на листьях белого клевера.

### К занятию 11

Для изучения частоты возникновения рецессивных сцепленных с полом летальных мутаций самцов дрозофилы дикого типа любой линии в возрасте 1—4 дней подвергают облучению рентгеновскими лучами в дозе 3000—4000 р. Примерный режим облучения: напряжение 200 кВ; сила тока 17 мА; расстояние от анода 20 см; фильтр 0,5 Cu+1,0 Al; мощность 220 р/мин. Такой режим легко создать на широко распространенных медицинских аппаратах РУМ-3 и РУМ-11.

При таких условиях обработки можно получить около 6—7% рецессивных сцепленных с полом летальных мутаций. Для того чтобы в группе встретилось несколько леталей (не менее 1, 5, 10 или 15), необходимо иметь достаточно большое количество культур. Примерный расчет приведен в таблице 33.

Облученных самцов индивидуально скрещивают с девственными самками М-5 и из каждой культуры  $F_1$  ставят на  $F_2$  по 10—15 индивидуальных культур. Весь срок подготовки материала (от момента облучения до анализа  $F_2$ ) занимает 25 дней. Родителей удаляют из пробирки через 3 дня после постановки скрещивания. Если есть возможность иметь большой материал, то можно поставить скрещивания и с необлученными самцами (контроль). Это позволит продемонстрировать мутагенные свойства рентгеновских лучей и рассчитать частоту индуцированных мутаций (определить объем материала в контроле можно также по таблице 33).

Для цитогенетического исследования летальных мутаций можно готовить материал двумя способами:



Таблица 33

Расчет объема материала, необходимого для занятия

Расчет на 6% мутаций			Расчет на 0,4% мутаций (контроль)		
Желательное число летальных мутаций в $F_2$	Необходимое число культур в $F_2$	Число облученных самцов и культур в $F_1$	Желательное число летальных мутаций в $F_2$	Необходимое число культур в $F_2$	Число самцов и культур в $F_1$
$\geq 1$	60	6—10	$\geq 1$	965	100
$\geq 5$	170	17—20	$\geq 5$	2600	270
$\geq 10$	280	28—30	$\geq 10$	4350	440
$\geq 15$	400	40—50	$\geq 15$	6000	600

1. Заранее поставить скрещивания облученных самцов с самками *M-5* по вышеописанной схеме. Из летальных культур (т. е. культур, не содержащих самцов дикого типа) отобрать красноглазых самок, которые гетерозиготны по летали, и скрещивать их с самцами *M-5*, поддерживая культуру летальных мутаций в течение необходимого периода времени до занятий.

2. Подобрать из коллекции линий дрозофилы линии с определенными хромосомными мутациями: транслокациями, инверсиями, нехватками (например, линии *C1B*, *M-5*, 264-52 и др.).

В первом случае анализируют мутации неизвестной природы, поэтому в небольшой выборке может и не встретиться aberrаций хромосом, тем более что они составляют не более 20—30% от общего числа летальных мутаций. Во втором (использование уже готовых линий) — aberrации хромосом обязательно обнаружатся, но для этого необходимо иметь специальную коллекцию линий дрозофилы.

В обоих случаях за 5 дней до занятия должны быть поставлены соответствующие скрещивания для получения личинок, у которых будут брать слюнные железы для анализа хромосом.

Демонстрационные таблицы: схемы гигантских хромосом в слюнных железах дрозофилы при наличии в гетерозиготном состоянии транслокации, инверсии и нехватки; схема метода «Мёллер-5».

#### К занятию 12

Для демонстрации фенотипического эффекта полиплоидии можно заготавливать гербарий, а для изучения кариотипов делать постоянные препараты из первичных корешков полиплоидных форм различных родов растений, доступных в данном географическом районе. Так, род роза (*Rosa*) представлен большим полиплоидным рядом с основным числом хромосом, равным семи. Род пасленовых (*Solanum*) насчитывает ряд не менее чем из десяти членов с основным числом хромосом, равным двенадцати. Можно использовать растения клеверов (диплоидные и тетраплоидные) и т. д.

Для демонстрации наиболее универсального свойства полиплоидов — увеличенного размера клеток — можно использовать постоянные препараты, приготовленные из эпидермиса нижней стороны листа. Замыкающие клетки устьиц листа очень хороши для анализа размера клетки. Этим критерием обычно пользуются для отбора полиплоидных растений в различных экспериментах.

Для приготовления временных препаратов пыльцы можно заготавливать материал летом: во время цветения пыльцу собирают в стеклянные сосуды с при-



тертой пробкой и хранят. По мере надобности готовят временные препараты с помощью ацетокарминовой или ацеторсеиновой методики. Метод очень прост и удобен (см. занятия 1 и 2).

Для приготовления препаратов, демонстрирующих мейоз у полиплоидов, необходимо иметь колосья ржи до выхода их из трубки, фиксировать по Карнуа и хранить в 70-градусном спирте. В таком состоянии их можно хранить много лет.

Препараты можно приготовить постоянные с окраской гематоксилином по Гайденгайну или временные с помощью ацеторсеиновой методики (см. занятие 2).

Демонстрационные таблицы: решетка Пеннета для анализа расщепления гетерозиготного автотетраплоида в  $F_2$ ; пыльцевые зерна диплоидной и тетраплоидной форм ржи; мейоз у диплоидной и тетраплоидной форм ржи; кариотипы этих же форм.

### К занятию 13

Для изучения модификационной изменчивости удобно брать клоны земляники или других вегетативно размножаемых растений. Желательно брать листья, одинаковые по времени появления (например, второй, третий и четвертый или первый и второй и т. д.). Соблюсти это правило почти невозможно, особенно у таких растений, которые имеют розетку листьев, поэтому листья берут в конце вегетации (в июле — августе), не более 2—3 листьев с одного растения, когда все они уже закончили рост, и независимо от их величины. От тщательности сбора зависит точность проявления закономерности.

Хорошие результаты получаются при сборе в природе на небольших территориях листьев растений одуванчика и манжетки, закончивших рост.

При подготовке к занятию монтировать листья лучше независимо от их размера! Нельзя подбирать на один лист бумаги только крупные, а на другой только мелкие листья.

Можно использовать также колосья злаков, лучше самоопылителей, так как они, как правило, более однородны.

Их готовят в виде снопиков, по 50 колосьев в каждом.

Демонстрационные таблицы: кривая нормального распределения вероятностей.

## Генетика популяций

### К занятию 14

Изготавливают картонные кружки черного и белого цвета диаметром около 15 мм. Кружки смешивают в определенных отношениях в соответствии с задачами, например 20 черных и 80 белых (в сумме всего 100), помещают в мешочки из темной ткани и тщательно перемешивают.

В зависимости от величины группы студентов готовят и число пар мешочков с кружками. Соотношение кружков может быть разное, но желательно, чтобы оно было круглой величиной, например 10 и 90, 40 и 60 и т. п. На мешочке должна быть надпись следующего типа:

♀		♂
20 черных (A)		90 черных (A)
	или	
80 белых (a)		10 белых (a) и т. п.

Демонстрационные таблицы: динамика популяции самооплодотворяющихся организмов (по типу табл. 25); таблица значений  $\chi^2$  (по Фишеру, с сокращением).



СПРАВОЧНАЯ ТАБЛИЦА ДИПЛОИДНОГО ЧИСЛА (2 n)  
ХРОМОСОМ

Растения			
Абрикос — <i>Prunus armeniaca</i>	16	<i>berosum</i>	48
Акация белая — <i>Robinia pseudoacacia</i>	20	Клевер луговой — <i>Trifolium pratense</i>	14
Арабидопсис — <i>Arabidopsis thaliana</i>	10	Клевер ползучий — <i>Trifolium repens</i>	32
Арбуз — <i>Citrullus vulgaris</i>	22	Клубника — <i>Fragaria moschata</i>	42
Береза бородавчатая — <i>Betula verrucosa</i>	28, 42	Конопля посевная — <i>Cannabis sativa</i>	20
Бобы конские — <i>Vicia faba</i>	12	Костер — <i>Bromus inermis</i>	28, 56
Брюква — <i>Brassica napus</i>	38	Крыжовник — <i>Ribes grossularia</i>	16
Бук — <i>Fagus silvatica</i>	24	Кукуруза — <i>Zea mays</i>	20 + (1 ÷ 7) В
Виноград — <i>Vitis vinifera</i>	38, 57, 76	Ландыш — <i>Convallaria majalis</i>	36, 38
Вишня садовая — <i>Prunus cerasus</i>	32	Лен обыкновенный — <i>Linum usitatissimum</i>	30
Гальтония — <i>Galtonia sp.</i>	16	Лещина обыкновенная (орешник) — <i>Corylus avellana</i>	22
Гаплопаппус — <i>Haemaphysalis gracilis</i>	4	Лилейные — <i>Lilium sp.</i>	24
Горох посевной — <i>Pisum sativum</i>	14	Липа сердцелистная — <i>Tilia cordata</i>	82
Горошек душистый — <i>Lathyrus odoratus</i>	14	Лисохвост луговой — <i>Alopecurus pratensis</i>	28
Груша — <i>Pyrus communis</i>	34	Лиственница — <i>Larix sp.</i>	24
Дрёма белая — <i>Melandrium album</i>	24	Лук — <i>Allium cepa</i>	16
Дуб обыкновенный — <i>Quercus robur</i>	24	Люцерна посевная — <i>Medicago sativa</i>	16, 32
Дурман — <i>Datura sp.</i>	24	Мак снотворный — <i>Papaver somniferum</i>	22
Ель — <i>Picea sp.</i>	24	Малина обыкновенная — <i>Rubus idaeus</i>	14, 21, 28
Земляника лесная — <i>Fragaria vesca</i>	14	Морковь огородная — <i>Daucus carota</i>	18
Земляника садовая — <i>Fragaria ananassa</i>	56	Ночная красавица — <i>Mirabilis jalapa</i>	58
Ива — <i>Salix sp.</i>	38, 76	Овес — <i>Avena sativa</i>	42
Капуста огородная — <i>Brassica oleracea</i>	18	Огурец — <i>Cucumis sativus</i>	14
Картофель — <i>Solanum tuberosum</i>			

Ольха  
glutino  
Орех гр  
regia  
Осина —  
Пастушь  
sella  
Переступ  
ba, dio  
Перец —  
nium  
Персик —  
Пихта —  
Подсолне  
annuus  
Пшеница  
Triticum  
Пшеница  
cum dur  
Пшеница  
cum aes  
Пырей по  
ron crist  
Ранс — В  
Редис — Р  
var. radi  
Редька ог  
nus sativ  
Рис — Оry  
Рожь — S  
Рябина  
Sorbus a  
Салат — L  
Свекла  
Beta vulg  
Скерда — C  
Слива — Р  
Смородина  
bes rubru  
Сосна — Pi  
Табак — Ni  
sa, N. taba  
Тимофеевка  
tense  
Томат — Ly  
culentum  
Тополь черн  
nigra  
Традесканция  
tia virginiana  
12 Зак. 1073



Ольха клейкая — <i>Alnus glutinosa</i>	28, 56
Орех грецкий — <i>Juglans regia</i>	32
Осина — <i>Populus tremula</i>	38, 57
Пастушья сумка — <i>Capsella bursa-pastoris</i>	32
Переступень — <i>Bryonia alba, dioica</i>	20
Перец — <i>Capsicum annuum</i>	48
Персик — <i>Prunus persica</i>	16
Пихта — <i>Abies</i> sp.	24
Подсолнечник — <i>Helianthus annuus</i>	34
Пшеница однозернянка — <i>Triticum monosocum</i>	14
Пшеница твердая — <i>Triticum durum</i>	28
Пшеница мягкая — <i>Triticum aestivum</i>	42
Пырей ползучий — <i>Agropyron cristatum</i>	28
Рапс — <i>Brassica napus</i>	38
Редис — <i>Raphanus sativus</i> var. <i>radicula</i>	18
Редька огородная — <i>Raphanus sativus</i>	18
Рис — <i>Oryza sativa</i>	24
Рожь — <i>Secale cereale</i>	14 + (0 ÷ 8) В
Рябина обыкновенная — <i>Sorbus aucuparia</i>	34, 51, 68
Салат — <i>Lactuca sativa</i>	18
Свекла обыкновенная — <i>Beta vulgaris</i>	18
Скерда — <i>Crepis capillaris</i>	6
Слива — <i>Prunus domestica</i>	48
Смородина красная — <i>Ribes rubrum</i>	16
Сосна — <i>Pinus</i> sp.	24
Табак — <i>Nicotiana glutinosa</i> , <i>N. tabacum</i>	24, 48
Тимофеевка — <i>Phleum pratense</i>	14, 42
Томат — <i>Lycopersicum esculentum</i>	24
Тополь черный — <i>Populus nigra</i>	38, 57
Традесканция — <i>Tradescantia virginiana</i>	24

Тут белый — <i>Morus alba</i>	28
Тыква — <i>Cucurbita pepo</i>	40
Фасоль обыкновенная — <i>Phaseolus vulgaris</i>	22
Флокс — <i>Phlox</i> sp.	14
Хмель вяжущий — <i>Humulus lupulus</i>	20
Хрен — <i>Armoracia rusticana</i>	28, 32
Цикорий — <i>Cichorium intybus</i>	18
Черешня — <i>Prunus avium</i>	16
Шпинат — <i>Spinacia oleracea</i>	12
Яблоня — <i>Malus silvestris</i>	34, 51
Ясень обыкновенный — <i>Fraxinus excelsior</i>	46
Ячмень — <i>Hordeum vulgare</i>	14

#### Животные

Аскарида лошадиная — <i>Ascaris megalocephala</i>	2, 4
Белянка капустная — <i>Pieris brassicae</i>	30
Вошь головная — <i>Pediculus capitis</i>	12
Гидра пресноводная — <i>Hydra vulgaris</i>	32
Голубь — <i>Columba livia</i>	80
Жаба — <i>Bufo</i> sp.	22
Индейка — <i>Meleagris gallopavo</i>	82
Кабан — <i>Sus scrofa</i>	40
Квакша, лягушка древесная — <i>Hyla arborea</i>	24
Коза домашняя — <i>Capra hircus</i>	60
Комар-пискун — <i>Culex pipiens</i>	6
Кошка домашняя — <i>Felis catus</i>	38
Кролик — <i>Lepus cuniculus</i>	44
Крупный рогатый скот — <i>Bos taurus</i>	60
Крыса серая — <i>Rattus norvegicus</i>	42
Кузнечик — <i>Stenobothrus lineatus</i>	18
Куры домашние — <i>Gallus</i>	



domesticus	78	Свинка морская — <i>Cavia</i>	
Лисица — <i>Vulpes vulpes</i>	38	cobaya	64
Лошадь — <i>Equus caballus</i>	66	Свинья домашняя — <i>Sus</i>	
Лягушка — <i>Rana sp.</i>	26	scrofa domestica	40
Малярийный плазмодий —		Собака домашняя — <i>Canis</i>	
<i>Plasmodium malariae</i>	2	familiaris	78
Мотыль — <i>Chironomus plu-</i>		Таракан — <i>Blatta orientalis</i>	48
<i>mosus</i>	6	Тля оранжевая — <i>Myzodes</i>	
Муха домашняя — <i>Musca</i>		persicae	12
domestica	12	Тритон — <i>Triturus vulgaris</i>	24
Мушка плодовая — <i>Dro-</i>		Улитка садовая — <i>Helix</i>	
sophila melanogaster	8	romatia	24, 48
Мышь домовая — <i>Mus mus-</i>		Утка-кряква — <i>Anas pla-</i>	
culus	40	tyrhincha	80
Овца домашняя — <i>Ovis</i>		Хомячок золотистый — <i>Me-</i>	
aries	54	socricetus auratus	44
Окунь — <i>Perca fluviatilis</i>	28	Хомячок серый — <i>Cricetus</i>	
Осел — <i>Equus asinus</i>	66	griseus	22
Планария — <i>Planaria go-</i>		Человек — <i>Homo sapiens</i>	46
poscephala	16	Червь дождевой — <i>Lumbri-</i>	
Пчела — <i>Apis mellifera</i>	16, 32	cus terrestris	36
Сазан — <i>Cyprinus carpio</i>	104	Шелкопряд тутовый —	
Саламандра — <i>Salaman-</i>		<i>Bombyx mori</i>	28, 56
dra sp.	24	Шимпанзе — <i>Anthropo-</i>	
Саранча азиатская — <i>Lo-</i>		thecus pan	48
custa migratoria	23	Ящерица прыткая — <i>Lacer-</i>	
		ta agilis	38

СП  
ОС  
НЕТ

Дик

Х-хр

white

w<sup>a</sup> —

w<sup>e</sup> —

w<sup>ch</sup> —

Mulle

II хр

cinnab

brown

b c n v

III хр

ebony (

scarlet



**СПИСОК ЛИНИЙ ДРОЗОФИЛЫ, НЕОБХОДИМЫХ ДЛЯ  
ОСУЩЕСТВЛЕНИЯ ПРАКТИЧЕСКИХ ЗАНЯТИЙ ПО ГЕ-  
НЕТИКЕ**

Дикий тип (Кантон-С; Д-32; Д-18; Р-86; Иноземцево и др.).

**X-хромосома**

*white* ( $w$ ) — белые глаза

$w^a$  — абрикосовые глаза

$w^e$  — эозиновые глаза

$w^{ch}$  — вишневые глаза

*Muller-5* — абрикосовые полосковидные глаза ( $Bw^a$ )

**II хромосома**

*cinnabar* ( $cn$ ) — ярко-красные глаза

*brown* ( $bw$ ) — коричневые глаза

*b c n v g* — черное тело, ярко-красные глаза, крылья зачаточные

**III хромосома**

*ebony* ( $e$ ) — темное тело

*scarlet* ( $st$ ) — ярко-красные глаза



## КОНТРОЛЬНЫЕ ЗАДАЧИ

1. Назовите по два вида микроорганизмов, растений и животных, удобных для генетических исследований. Обоснуйте свое мнение.

2. Каковы особенности генетического анализа у гороха, ржи, дрожжей, дрозофилы, пчелы, курицы, человека?

3. На ферме 16 дочерей жеребца № 1 были покрыты жеребцом № 2. Пять из 42 родившихся жеребят имели извитую шерсть, какая никогда не наблюдалась у родственных им животных. Отец жеребца № 1 был дедом по материнской, а мать — бабкой по отцовской линии жеребца № 2. Как можно объяснить появление извитости волоса?

Исходя из предложенного вами объяснения, укажите, сколько жеребят с обычным волосяным покровом следовало ожидать среди 42 потомков жеребца № 1? Какая часть жеребят с обычным волосяным покровом будет нести ген извитости волоса?

Селекционеру может импонировать потомство жеребца № 2, но он будет отдавать предпочтение тем его потомкам, которые не несут гена извитости волоса. Какова вероятность того, что любой из потомков этого жеребца, имеющий нормальный волосяной покров, свободен от гена извитости?

4. При скрещивании голубой норки с белой все щенки получаются голубые с белыми пятнами. Какое будет потомство в обоих возвратных скрещиваниях?

5. В Мексике есть порода бесшерстных собак, имеющих к тому же аномалии зубов. При скрещивании бесшерстных собак с нормальными в потомстве получается бесшерстных и нормальных поровну. Разведение в себе бесшерстных связано с появлением в потомстве нормальных щенков и бесшерстных. Последних в два раза больше, чем нормальных. Кроме того, в помете появляются мертворожденные щенки без наружного уха, с аномалиями зубов и без шерсти. Как объяснить все эти результаты?

6. При скрещивании кошек, гетерозиготных по бесхвостости, получено 63 бесхвостых котенка и 27 с нормальными хвостами. Можно ли на основе этих данных прийти к выводу о летальности или нелетальности гена бесхвостости в гомозиготном состоянии?

Если дальнейшими данными подтвердится предположение о том, что большинство кошек с наследственно обусловленной бесхвостостью являются гетерозиготными, то в каком направлении нужно вести селекцию, чтобы уменьшить долю нежелательных короткохвостых животных?

Если ген бесхвостости летален в гомозиготном состоянии и если в норме плодовитость кошек составляет в среднем 3,88, то сколько котят можно ожидать от скрещивания между собой бесхвостых кошек?

7. От скрещивания серебристо-соболиного самца норки с нормальными темными самками получено в потомстве 345 серебристо-соболиных и 325 темных норок. Величина помета составляла в среднем 5,11 щенка. При скрещивании серебристо-соболиных норок между собой было получено 19 особей родительского типа и 10 темных при средней величине помета 3,65 щенка. Как вы объясните результаты этих скрещиваний?

8. Дрозофила в норме имеет серую окраску тела, но, если в пищу личинкам добавлять нитрат серебра, окраска тела мух будет желтой. В то же время есть линии, в которых мухи желтые при любом составе пищи. Если вам попалась желтая муха неизвестного происхождения, то как вы определите, к первому или второму типу она относится?



9. У дурмана пурпурная окраска стебля обусловлена геном  $P$ , а зеленая — геном  $p$ . Фенотип гетерозигот зависит от условий внешней среды. При выращивании растений на ярком свете аллель  $P$  полностью доминирует над  $p$  и гетерозиготы ( $Pp$ ), как и гомозиготы ( $PP$ ), имеют пурпурный стебель. В условиях пониженного доступа света наследование происходит по типу промежуточного: гомозиготные доминанты ( $PP$ ) имеют пурпурный стебель, гетерозиготные ( $Pp$ ) — красный, а рецессивные растения ( $pp$ ) — зеленый.

а) Какой цвет стебля будет иметь потомство от скрещивания растений с красным и зеленым стеблем при выращивании на ярком свете?

б) Какой цвет стебля будут иметь растения, полученные от того же скрещивания, если их выращивать в условиях уменьшенного доступа света?

в) Цветки гомозиготного растения с пурпурным стеблем опылены пылью растения с зеленым стеблем. Какой фенотип будет иметь  $F_1$  при выращивании на ярком свете? При уменьшенном доступе света?

10. В одной из человеческих популяций европейцев частота аллели альбинизма ( $a$ ) составляет  $7 \cdot 10^{-3}$ . На какое число особей в популяции приходится один альбинос?

11. У человека есть тяжелая рецессивная болезнь — фиброз поджелудочной железы. Больной мужчина, собирающийся жениться, опасается иметь больного ребенка. У его будущей жены в трех известных поколениях больных не было. Служит ли это гарантией того, что в будущей семье не появится больной ребенок? Обоснуйте свое мнение.

12. Составьте родословную семьи со случаем диабета. Здоровые муж и жена — двоюродные сибсы — имеют больного ребенка. Мать мужа и отец жены (родные сибсы) — здоровы. Брат мужа и две сестры жены здоровы. Общий дядя супругов тоже здоров. Их общая бабушка была здорова, а дед страдал диабетом. Все родственники со стороны отца мужа: два дяди, двоюродная сестра, дед и бабушка здоровы. Все родственники со стороны матери жены: тетка, двоюродный брат, дед и бабушка — здоровы.

а) Определите характер наследования болезни.

б) Отметьте тех членов семьи, гетерозиготность которых по гену диабета не вызывает сомнения.

13. У ржи доминантный признак черноколосости проявляется лишь после цветения. Как отобрать гомозиготные формы, если рожь не способна к самоопылению?

14. мех платиновой норки стоит во много раз дороже, чем мех коричневой, но может резко снизиться в цене, когда мода изменится. Как нужно вести скрещивание, чтобы от имеющихся на ферме коричневых самок и платинового самца в кратчайший срок (пока не прошла мода!) получить максимальное количество платиновых потомков? Ген платиновости рецессивен.

15. Один ветеринарный врач в своей работе о наследственном заболевании, вызывающем розовую окраску зубов, говорит: «Диагностическое значение цвета зубов у крупного рогатого скота не так велико, как у свиней, так как коровы и быки с нормальными зубами могут передавать данное заболевание своему потомству, тогда как у свиней с нормальными зубами этого никогда не наблюдается». Как можно выразить эту мысль, используя генетическую терминологию?

16. Скрещиваемые растения гомозиготны, но отличаются друг от друга по пяти независимо наследующимся признакам. Из них три признака материнского растения доминантны и два рецессивны. Полученные гибриды размножаются путем самоопыления. Какая доля окажется фенотипически подобной «бабушке»? А какая — «дедушке»?

17. Черный однопалый хряк дал от скрещивания с 3 рыжими двупалыми матками потомство, состоящее исключительно из черных однопалых животных. Возвратное скрещивание этих особей с рыжими дало 8 черных однопалых, 9 рыжих однопалых, 11 черных двупалых и 14 рыжих двупалых поросят. Как наследуется однопалость? Как наследуются черная и рыжая масти? Какова ожидаемая численность каждой из четырех групп потомков от возвратного скрещивания? Сколько потомков из 42, полученных в  $F_2$ , были гомозиготными по обоим генам? Сколько из них были гетерозиготными лишь по одной паре генов? Если бы черных однопалых свиней стали скрещивать между собой и получили бы столько же потом-



ков, сколько их было получено при возвратном скрещивании, то каково должно быть число рыжих однопалых особей (рыжих двупалых)?

Что бы вы предприняли, чтобы получить линию однопалых рыжих свиней, константную по этим признакам?

18. При скрещивании растений львиного зева с белыми и красными цветками  $F_1$  — розовое. Скрещивание растений красноцветковых с нормальным венчиком и розовоцветковых с радиальным венчиком дает только растения с нормальным венчиком, но половина из них розовые, половина — красные. Если полученные растения с розовыми нормальными цветками самоопыляются, то какая часть их потомства будет иметь розовые нормальные цветки и белые радиальные? Какие цветки можно получить при следующих скрещиваниях: 1) самоопыление растений с розовыми радиальными цветками; 2) белые нормальные  $\times$  розовые радиальные?

19. У пекарских дрожжей есть ауксотрофные формы, неспособные синтезировать аденин или лизин. При скрещивании двух таких форм диплоидный гибрид бывает прототрофом, т. е. способен синтезировать обе аминокислоты. Опишите результаты тетрадного анализа такого гибрида при условии, что штаммы будут выращиваться на минимальной среде.

20. Скрещены два сорта гороха: один из них имеет морщинистые семена ( $a$ ) и красную окраску цветков ( $B$ ), а у другого сорта семена гладкие ( $A$ ), цветки белые ( $b$ ). Гибриды  $F_1$  и  $F_2$  самоопыляются. Какие семена и цветки будут на растениях в год скрещивания, на следующий год и через два года? Рассчитайте теоретически ожидаемое расщепление в  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$ .

21. У длиннохвостых попугайчиков есть несколько окрасок: голубая, зеленая, желтая и белая. При скрещивании голубых и желтых с белыми в  $F_1$  доминирует соответствующая окрашенная форма, а в  $F_2$  получается расщепление на 3 голубых к 1 белой или 3 желтых к 1 белой, соответственно. Зеленая окраска доминирует над голубой и желтой, причем в  $F_2$  получается расщепление 3 зеленых к 1 голубой или 3 зеленых к 1 желтой, соответственно. При скрещивании белых с зелеными попугайчиками  $F_1$  и  $F_2$  получают такие же, как при скрещивании желтых с голубыми. Определите, какой окраски будут гибриды  $F_1$  и  $F_2$  в этих двух случаях.

22. При скрещивании белозерной ржи с желтозерной в  $F_1$  зерна зеленые, а в  $F_2$  получено 886 зеленых семян, 302 желтых и 391 белое. Сколько разных генотипов среди белых семян?

Предложите наиболее рациональный способ для их определения. Помните, что рожь — строгий перекрестник.

23. Какое может быть потомство при скрещивании зеленозерных растений ржи с белозерными и желтозерными, полученными в  $F_2$  в предыдущей задаче? Учтите все возможные генотипы и комбинации между ними.

24. При скрещивании черной крольчихи с белым кроликом в  $F_1$  все крольчата черные. При возвратном скрещивании гибридов  $F_1$  с белым родителем получилось 18 белых и 7 черных крольчат. Как наследуется окраска?

25. При скрещивании кроликов рексов (короткошерстных) из разных линий все крольчата с нормальной шерстью. В  $F_2$  получено 88 крольчат, из них 33 рекса. Какое будет расщепление по двум разным типам короткошерстности среди 33 рексов? Если оба родителя погибли, то как можно восстановить рексов обоих типов, используя  $F_1$ ?

26. Растение душистого горошка с белыми цветками, скрещенное с растением, имеющим пурпурные цветки, дает  $3/8$  пурпурных и  $5/8$  белых потомков. Каковы генотипы родителей?

27. Наследственная слепота у людей может быть обусловлена многими рецессивными генами. Сколь вероятно, что ребенок родится слепым, если его отец и мать страдают одним и тем же видом наследственной слепоты? Различными видами? Свяжите полученный ответ с необходимостью особенно тщательно следить за тем, чтобы вступающие в брак слепые не состояли даже в отдаленном родстве.

28. Оцените вероятность рождения ребенка слепым, если родители его зрячие, а обе бабушки страдают одинаковым видом наследственной слепоты? А если слепота бабушек обусловлена различными генами? В обоих случаях предполагается, что генотипы дедушек неотягощены генами слепоты.



29. У человека иногда у родителей правшей рождается ребенок левша и, наоборот, от двух левшей — правша. Можно ли это объяснить моногенным наследованием? Если нет, то как?

30. Два сорта ячменя со светлопурпурными семенами при скрещивании дают темнопурпурную окраску семян. В  $F_2$  получено 126 семян светлопурпурных, 183 — темнопурпурных и 22 — белых. Скрещивание гибридов  $F_1$  с белозерным сортом дало 101 светлопурпурное, 49 темнопурпурных и 53 белых семян. Как наследуется окраска семян?

31. При скрещивании двух гомозиготных растений ячменя, имеющих нормальный рост,  $F_1$  — нормальное. В первом возвратном скрещивании все растения тоже нормальные, а в другом на 3 нормальных растения получено 1 гигантское. Как наследуются признаки? Какое расщепление будет в  $F_2$ ?

32. Чешуя белого лука различным образом реагирует на пары аммония в зависимости от генотипа. У генотипа  $ss\ ii$ , утратившего фермент, чешуя не окрашивается, а у  $C- I-$  (в генотипе есть аллель, ответственная за выработку фермента, но и ее ингибитор) чешуя делается желтой. При скрещивании растений  $ss\ ii \times CC\ II$  в  $F_1$  — луковицы желтые, а в  $F_2$  получается расщепление на 13 белых и 3 желтых. Как изменится расщепление, если на луковицы подействовать аммонием?

33. Можно предполагать, что среди ферментов, играющих существенную роль при образовании хлорофилла у ячменя, имеются два со следующими свойствами: в отсутствие одного из них растение оказывается белым, в отсутствие другого — желтым, в отсутствие обоих — белым (количество ферментов значения не имеет). Образование каждого из ферментов определяется своим геном (другая аллель которого бездействительна); гены эти находятся в различных хромосомах. Какое расщепление по цвету следует ожидать среди потомства самоопыленного ячменя, гетерозиготного по обоим генам?

34. Окраска бобов может быть пурпурной, желтой и белой. Под действием гена  $A$  неокрашенный субстрат переводится в пурпурный пигмент, а ген  $B$  переводит пурпурное соединение в желтое:

неокрашенный  $A$  пурпурный  $B$  желтый.  
 $\rightarrow \qquad \qquad \qquad \rightarrow$

Какое будет потомство в следующих скрещиваниях:

- |                       |                       |
|-----------------------|-----------------------|
| 1. $AaBb \times AaBb$ | 4. $AaBb \times aaBb$ |
| 2. $AaBb \times aabb$ | 5. $AaBb \times Aabb$ |
| 3. $Aabb \times aaBb$ | 6. $aaBB \times AAbb$ |

35. У аквилегии, кроме нормальной зеленой окраски листьев, встречаются еще формы с пятнистыми листьями и желто-зелеными. Для изучения характера наследования окраски проведено несколько скрещиваний, которые дали следующие результаты:

а) Зеленые листья  $\times$  пятнистые

$F_1$  — зеленые листья

$F_2$  — 56 растений с зелеными листьями и 20 с пятнистыми;

б) Зеленые листья  $\times$  желто-зеленые

$F_1$  — зеленые листья

$F_2$  — 61 растение с зелеными листьями,

16 — с пятнистыми и 5 — с желто-зелеными;

в) Пятнистые листья  $\times$  желто-зеленые

$F_1$  — пятнистые листья

$F_2$  — 29 растений с пятнистыми листьями и 11 с желто-зелеными.

Определите генотипы скрещиваемых форм и характер наследования признаков.

36. Как отличить видимую доминантную мутацию, сцепленную с полом, от аутосомной?

37. Мутация, придающая скорлупе яиц зеленовато-голубую окраску (по сравнению с нормальной белой), обусловлена одним доминантным геном. Какими скрещиваниями и с помощью каких критериев можно в течение двух поколений



выяснить, является ли указанный ген аутосомным или сцепленным с полом, если имеется только одна такая курица?

38. У одного двудомного цветкового растения встречается иногда рецессивный ген «узкие листья», локализованный в X-хромосоме. Гомозиготное широколистное растение было оплодотворено пылью узколистного. Выращенное из полученных семян женское растение было скрещено с широколистным мужским. Какими будут мужские и женские потомки от этого скрещивания и от дальнейших скрещиваний этих потомков с гомозиготными широколистными растениями? Система определения пола у данного растения такая же, как у дрозофилы и человека.

39. В браке женщины с нормальным зрением, у которой были родственники с полной цветной слепотой, и мужчины с нормальным зрением, отец которого имел полную цветную слепоту, родились три дочери с нормальным зрением и два сына с цветной слепотой. В другом браке у супругов также с нормальным зрением родились две дочери с полной цветной слепотой и два сына с нормальным зрением. Родственники матери детей и мать отца имели эту аномалию. Объясните, почему в первой семье сыновья, а во второй — дочери были с аномальным зрением.

40. Появление в некоторых семьях лиц, характеризующихся недостатком фосфора в крови, было связано с заболеванием специфической формой рахита, не поддающейся лечению витамином Д. В потомстве от браков 14 мужчин, больных этой формой рахита, со здоровыми женщинами родились 21 дочь и 16 сыновей. Все дочери страдали недостатком фосфора в крови (гипофосфатемией), все сыновья были здоровы. Какова генетическая обусловленность этого заболевания? Чем оно отличается от гемофилии?

41. Как вы отличите аутосомный, ограниченный полом признак, от признака, обусловленного геном, локализованным в Y-хромосоме?

42. Курица, которая функционировала как самка, стала функционировать как самец в результате развития семенника из правой гонады, вследствие того, что яичник дегенерировал в результате заболевания. Какое соотношение по полу надо ожидать от скрещивания нормальной курицы с такой переопределенной особью?

43. Искусственным путем было вызвано превращение самок мексиканского аксолотля в самцов. У аксолотлей самки являются гетерогаметными. Превращенные в самцов особи, будучи скрещены с нормальными самками, дали 1588 самцов на 509 самок. Чем объясняется подобное соотношение полов?

44. В стаде бронзовых индеек появился нежелательный альбинизм, передававшийся потомству. Как ликвидировать этот нежелательный признак? Пять индюков, заподозренных в том, что они являются носителями гена альбинизма, были отобраны для испытаний по потомству. Трое из них действительно несли этот ген. От скрещивания их с неродственными им нормальными самками было получено 229 индюшат, в том числе 45 альбиносов, которые все оказались самками. Для испытания индюков по потомству можно было применить индивидуальные скрещивания. Однако было нецелесообразно проводить более сильную выбраковку, чем это необходимо для элиминации гена альбинизма. Что бы вы сделали? Каких особей необходимо выбраковывать? Каких можно держать в стаде без опасения?

45. У морской свинки короткошерстность доминирует над длинношерстностью, а грубая шерсть — над нормальной. Какие нужно провести скрещивания, чтобы выяснить, сцеплены ли эти гены, а если сцеплены, то определить процент кроссинговера?

46. У человека катаракта (болезнь глаз) и многопалость (полидактилия) вызываются доминантными аллелями двух генов, располагающихся в одной и той же хромосоме. Одна молодая женщина унаследовала катаракту от отца и многопалость от матери. Ее муж нормален по этим признакам. Сравните (качественно) вероятности того, что их ребенок: а) будет одновременно страдать обеими аномалиями; б) будет страдать только какой-нибудь одной из них; в) будет вполне нормальным. Как изменится ответ, если принять во внимание явление перекреста?

47. Допустим, что сцепленные гены С и В дают 20% перекреста, а сцепленные гены Д и F дают 40% кроссинговера и что С и В лежат в одной хромосоме, а



Д и F — в другой. Определите, с какой частотой у организма будут образовываться гаметы  $CcBbDdFf$ .

48. Материнское растение кукурузы обладает рецессивными признаками неокрашенности, морщинистости и восковидности зерен. Отцовское же растение гетерозиготно по каждому из этих признаков и зерна у него окрашенные, гладкие и крахмалистые. Потомство от этого скрещивания оказалось следующим (в процентах): окрашенных морщинистых крахмалистых — 41, окрашенных морщинистых восковидных — 9, окрашенных гладких восковидных — 1, бесцветных гладких крахмалистых — 8 и бесцветных гладких восковидных — 39. В одной или разных хромосомах находятся гены указанных признаков и наблюдается ли в данном случае явление перекреста?

49. Самка дрозофилы, гетерозиготная по сцепленным с полом рецессивным генам  $a$ ,  $b$  и  $c$ , скрещена с самцом, который имеет все 3 рецессивных гена. Получены следующие потомки:  $+++$  390;  $abs$  360;  $a++$  42;  $+bc$  32;  $ab+$  30;  $++c$  34;  $a+c$  2;  $+b+$  3. Если ген  $a$  занимает на карте локус 0, то определите положение локусов  $b$  и  $c$ .

50. Скрещиваются две линии дрозофилы: 1) редуцированные крылья, красные глаза, со щетинками; 2) нормальные крылья, коричневые глаза, без щетинок. В  $F_1$  все мухи с нормальными крыльями, красными глазами и со щетинками. В  $F_2$  следующее расщепление: мух с нормальными крыльями, красными глазами, со щетинками — 125; с нормальными крыльями, красными глазами, без щетинок — 41; с нормальными крыльями, коричневыми глазами, без щетинок — 19; с нормальными крыльями, коричневыми глазами, со щетинками — 62; с редуцированными крыльями, красными глазами, со щетинками — 58; с редуцированными крыльями, красными глазами, без щетинок — 22; объясните полученные результаты.

51. Имеются три линии дрозофилы —  $y$ ,  $w$  и  $e$ . Выведите линию, маркированную этими тремя генами. Проще или труднее будет вывести линии  $y w st$  и  $y b st$ ? Учтите, что самка может быть использована в скрещивании только один раз, а самец — многократно. Родителей можно сохранять до того момента, когда вылетят мухи следующего поколения.

52. Самки дрозофилы, полученные от скрещивания самца дикого типа с самкой  $b ss pn$ , спариваются с самцом того же генотипа и с рецессивным по этим трем генам самцом. Какое получится потомство в том и другом случае?

53. Частота, с которой появляются мутантные растения в потомстве, полученном путем самоопыления облученных диплоидов, аллотетраплоидов и аллогексаплоидов пшеницы, наиболее высокая у диплоида и наиболее низкая у аллогексаплоида. Как вы объясните этот факт?

54. Если трехцветный кот представляет собой ХХУ, возникший в результате нерасхождения половых хромосом при скрещивании трехцветной кошки с черным котом, то какие аномальные типы хромосомного комплекса могут наблюдаться у самок, рожденных в одном помете с таким котом? У каких самок из этого помета (если появление их возможно) могут быть исключительные окраски и какова их природа? Можно ли по числу котят в помете или по соотношению полов получить данные, подтверждающие теорию, что самки из такого помета аномальны? Чем вы обосновываете ваш ответ?

55. У гаплоидного табака благодаря образованию жизнеспособных гаплоидных гамет получена полностью гомозиготная диплоидная линия. Эта линия сначала была очень однообразна, — растения были подобны одно другому, но в течение продолжительного полового размножения однообразие стало уменьшаться. Почему?

56. Одинакова ли ценность методов экспериментального вызывания мутаций для повышения продуктивности: а) животных, б) перекрестноопыляющихся растений и в) самоопыляющихся растений, дрожжей? Если вы считаете, что значение методов для указанных организмов неодинаково, то укажите, почему?

57. Необходим ли в линии Мёллер-5 доминантный маркер? Обоснуйте свое мнение.

58. Объясните, для чего в линии, используемые для анализа возникающих рецессивных сцепленных с полом летальных мутаций, введена инверсия?



59. Опишите метод определения у дрозофилы частоты обратных мутаций рецессивного гена, определяющего яркокрасную окраску глаз (*st*), полученных облучением зрелой спермы, т. е. частоты мутаций  $st \rightarrow st^+$ .

60. При обработке дрожжей химическими мутагенами возникают разнообразные мутации. Предложите наиболее рациональные методы учета и выделения мутантных форм: а) нуждающихся в той или иной аминокислоте для своего развития, б) имеющих измененные формы колоний, в) отличающихся цветом колоний, г) зависящих от наличия антибиотика в среде.

61. Предположим, что во избежание родственного разведения, необходимого для получения кошек типа рекс, решено использовать рексов, происходящих из другой страны. С помощью какого типа скрещиваний можно выявить генетическую идентичность или неидентичность этих двух типов рексоидности у кошек? Каковы могут быть ожидаемые результаты в первом поколении, при возвратном скрещивании и в  $F_2$ , если обе мутации идентичны? Если они произошли в разных локусах?

62. Отсутствие щетинок у *Dr. melanogaster* является доминантной мутацией с рецессивным летальным эффектом. Сходная мутация, с теми же самыми свойствами, была обнаружена у *Dr. simulans*. Как можно проверить возможный аллелизм мутаций у этих двух видов?

63. Как отличить небольшую дупликацию, проявляющуюся фенотипически в огрублении глазных фасеток у дрозофилы, от доминантного гена со сходным эффектом?

64. Расстояние на карте между генами: *a* и *b* — 10%, *b* и *c* — 25%, *c* и *d* — 20%. При скрещивании самки дрозофилы, гетерозиготной по всем четырем генам и инверсии, с самцом — гомозиготным рецессивом получено следующее потомство:

++++—360;	++cd—0;	+b+++—0;	++c+—0
abcd—350;	ab+++—0;	a+cd—0;	ab+d—0
+bcd—42;	+++d—92;	+bc+—4;	+b+d—0
a+++—48;	abc+—98;	a++d—6;	a+c+—0

Определите, где была инверсия?

65. Если *an extreme* — аллель гена *bithorax* (*bx*) в III хромосоме дрозофилы летальна в гомозиготном состоянии и вы предполагаете, что это нехватка, то с помощью какого генетического теста вы это докажете? (Можно смотреть генетическую карту).

66. Самец дрозофилы, гетерозиготный по реципрокной транслокации, в которой правые концы II и III хромосом обменены, имеет рецессивный ген *al* в нормальной II хромосоме и рецессивный ген *se* в нормальной III хромосоме. Этот самец скрещивается с самкой генотипа: *al al se se*. Каково будет их потомство? Изобразите на рисунке генотипы всех зигот. Какие из них жизнеспособны?

67. Самец дрозофилы, гомозиготный по реципрокной транслокации, в которой правые концы II и III хромосом обменены, гетерозиготен по генам *al*—II хромосома и *se*—III хромосома. Оба гена получены от одного родителя данного самца. Какое получится потомство от скрещивания этого самца с самкой генотипа: *al al se se*?

68. Укажите, какие группы крови могли быть у матерей, имеющих детей с группами крови A, B и AB, и какие группы крови не могли быть у их отцов. Например, дети с группой крови O могли иметь матерей с группой крови O, A или B, но не AB, точно так же, как они не могли иметь отцов с кровью AB.

69. Какие мужчины — O, A, B или AB, несправедливо обвиненные в отцовстве, имеют больше всего шансов на оправдание, если допустить, что частота генов всех четырех групп крови одинакова и споры об отцовстве возникают одинаково часто для детей с группами крови O, A, B и AB?

70. Если у родителей, имевших кровь группы B и O, родился ребенок с группой крови O, то какова вероятность, что их следующий ребенок будет иметь кровь группы O? или A? или B? или AB?

71. Пара супругов принадлежит к группам крови B и A, другая пара — B и AB. Ребенок имеет группу крови O. Чей он?



## СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие ко второму изданию . . . . .	3
Предисловие к первому изданию . . . . .	3

<b>Цитологические основы размножения и материальные основы наследственности . . . . .</b>	<b>5</b>
---	----------

### Занятие 1

Тема. Цитологические основы бесполого размножения. Митоз. Кариотипы. Тонкое строение хромосом . . . . .	5
Выполнение работы . . . . .	11
Вопросы и задачи . . . . .	13

### Занятие 2

Тема. Цитологические основы полового размножения. Мейоз . . . . .	14
Выполнение работы . . . . .	19
Вопросы и задачи . . . . .	21

### Занятие 3

Тема. Гаметогенез у животных, спорогенез и гаметогенез у растений и процесс оплодотворения . . . . .	22
Выполнение работы . . . . .	28
Вопросы и задачи . . . . .	31

<b>Генетический анализ закономерностей наследования . . . . .</b>	<b>33</b>
---	-----------

### Занятие 4

Тема. Моногибридное скрещивание . . . . .	34
Выполнение работы . . . . .	43
Вопросы и задачи . . . . .	47

### Занятие 5

Тема. Дигибридное скрещивание . . . . .	52
Выполнение работы . . . . .	57
Вопросы и задачи . . . . .	60



## Занятие 6

Тема. Взаимодействие генов . . . . .	64
Выполнение работы . . . . .	70
Вопросы и задачи . . . . .	71

## Занятие 7

Тема. Наследование признаков, сцепленных с полом . . . . .	75
Выполнение работы . . . . .	81
Вопросы и задачи . . . . .	84

## Занятие 8

Тема. Сцепленное наследование и кроссинговер. Закономерности сцепленного наследования. Учет расщепления в анализирующем скрещивании тригетерозиготы со сцепленными генами . . . . .	88
Выполнение работы . . . . .	92
Вопросы и задачи . . . . .	93

## Занятие 9

Тема. Генетический анализ кроссинговера. Построение генетической карты . . . . .	96
Выполнение работы . . . . .	101
Вопросы и задачи . . . . .	105

Изменчивость и методы ее изучения . . . . .	110
---	-----

## Занятие 10

Тема. Мутационная изменчивость. Множественный аллелизм. Критерий аллелизма . . . . .	110
Выполнение работы . . . . .	113
Вопросы и задачи . . . . .	117

## Занятие 11

Тема. Мутационная изменчивость. Хромосомные перестройки . . . . .	118
Выполнение работы . . . . .	121
Вопросы и задачи . . . . .	125

## Занятие 12

Тема. Геномные мутации (полиплоидия) . . . . .	127
Выполнение работы . . . . .	128
Вопросы и задачи . . . . .	133

## Занятие 13

Тема. Модификационная изменчивость . . . . .	134
Выполнение работы . . . . .	138
Вопросы и задачи . . . . .	148



Генетика популяций . . . . .	150
------------------------------	-----

#### Занятие 14

Тема. Наследование в популяциях . . . . .	150
---	-----

Выполнение работы . . . . .	154
-----------------------------	-----

Вопросы и задачи . . . . .	161
----------------------------	-----

Рекомендуемая литература . . . . .	163
------------------------------------	-----

Приложение I. Подготовка материала и оборудования к занятиям	164
--	-----

Приложение II. Справочная таблица диплоидного числа ( $2n$ ) хромосом . . . . .	176
---	-----

Приложение III. Список линий дрозофилы, необходимых для осуществления практических занятий по генетике . . . . .	179
--	-----

Приложение IV. Контрольные задачи . . . . .	180
---	-----



*Кира Владимировна Ватти*  
*Маргарита Михайловна Тихомирова*

**РУКОВОДСТВО К ПРАКТИЧЕСКИМ ЗАНЯТИЯМ  
ПО ГЕНЕТИКЕ**

ИБ № 3385

Редактор *М. В. Куликова*  
Художественный редактор *В. Г. Ежков*  
Технический редактор *М. И. Смирнова*  
Корректор *Т. А. Кузнецова*

Сдано в набор 05.07.78. Подписано к печати 16.02.79. А 03751.  
Формат 60×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бум. типогр. № 2, Гарн, литер. Печать высо-  
кая. Усл. печ. л. 12+вкл. 0,5 п. л. Уч.-изд. л. 12,76+вкл. 0,51.  
Тираж 37000 экз. Заказ 1073. Цена 65 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Просвеще-  
ние» Государственного комитета РСФСР по делам издательств,  
полиграфии и книжной торговли.  
Москва, 3-й проезд Марьиной рощи, 41.

Ордена Трудового Красного Знамени типография издательства  
ЦК КП Белоруссии. Минск, Ленинский проспект, 79.

B21

B  $\frac{60}{10}$



**Ватти К. В., Тихомирова М. М.**

**В21**      **Руководство к практическим занятиям по генетике: Пособие для студентов биол. фак. пед. ин-тов.—2-е изд., испр.— М., Просвещение, 1979.—189 с., ил., 4 л. ил.**

Пособие написано в соответствии с программой курса генетики и учебником «Генетика с основами селекции» для студентов педагогических институтов. Книга содержит методические разработки практических занятий по всем основным темам курса. В приложении содержатся подробные указания по подготовке материала и оборудования к занятиям. Пособие иллюстрировано штриховыми рисунками и оригинальными микрофотографиями. Книга может быть использована на практических занятиях студентов педагогических институтов, а также учителями средней школы, проводящими практические занятия по генетике с учащимися старших классов.

**В**      **60602-384**  
**103(03)-79**      **47-79**      **4309021000**

**ББК 28.04**  
**57.023**



В 1979-80 гг. в издательстве «Просвещение» выйдут следующие пособия по биологическим специальностям для студентов педагогических институтов:

Дерим-Оглу Е. Н., Леонов Е. А. Учебно-полевая практика по зоологии позвоночных

Кудряшов Л. В. и др. Ботаника с основами экологии

Лобашев М. Е., Ватти К. В., Тихомирова М. М. Генетика с основами селекции

Дорохина Л. Н., Нехлюдова А. С. Руководство к практическим занятиям по ботанике с основами экологии растений

Жилов Ю. Д., Белецкая В. И., Громова З. П. Школьная гигиена

Рыков Н. А. Зоология с основами экологии животных

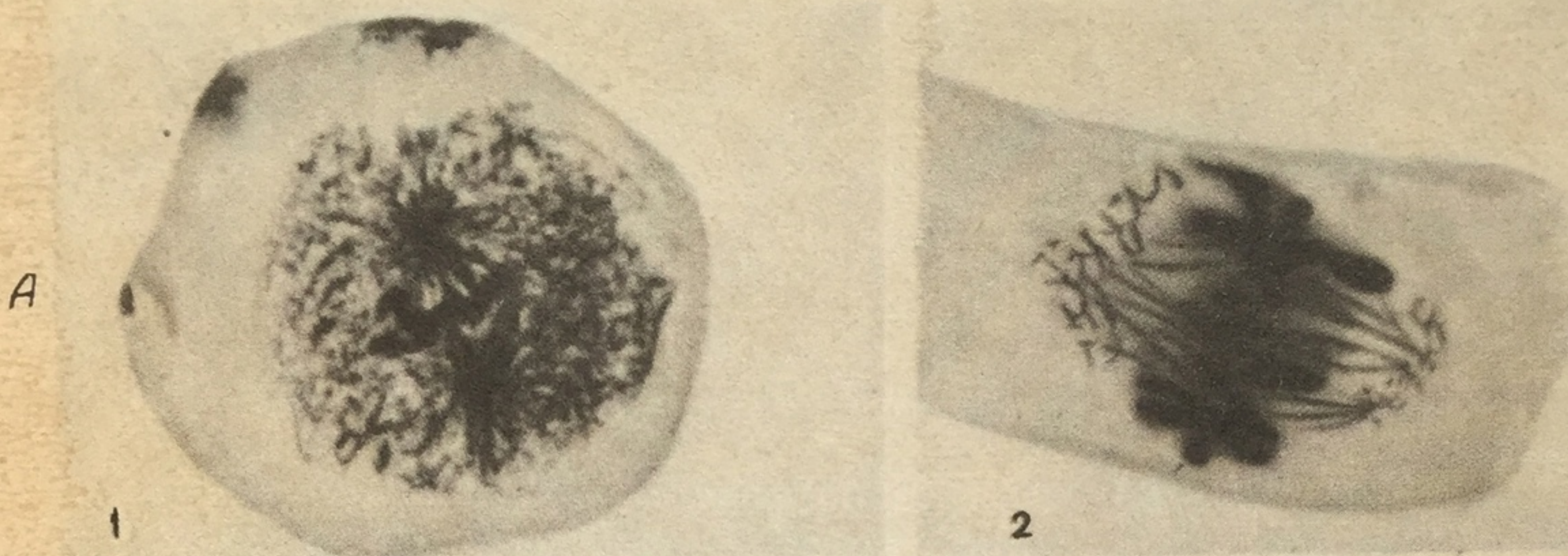
Якушкина Н. И. Физиология растений

А. В  
1 — в  
лука

Б



Таблица I



А. Веретено деления:

1 — в клетке аскариды (*Ascaris megalocephala*), видны центриоли; 2 — в клетке корешка лука (*Allium cepa*), видны полярные колпачки.

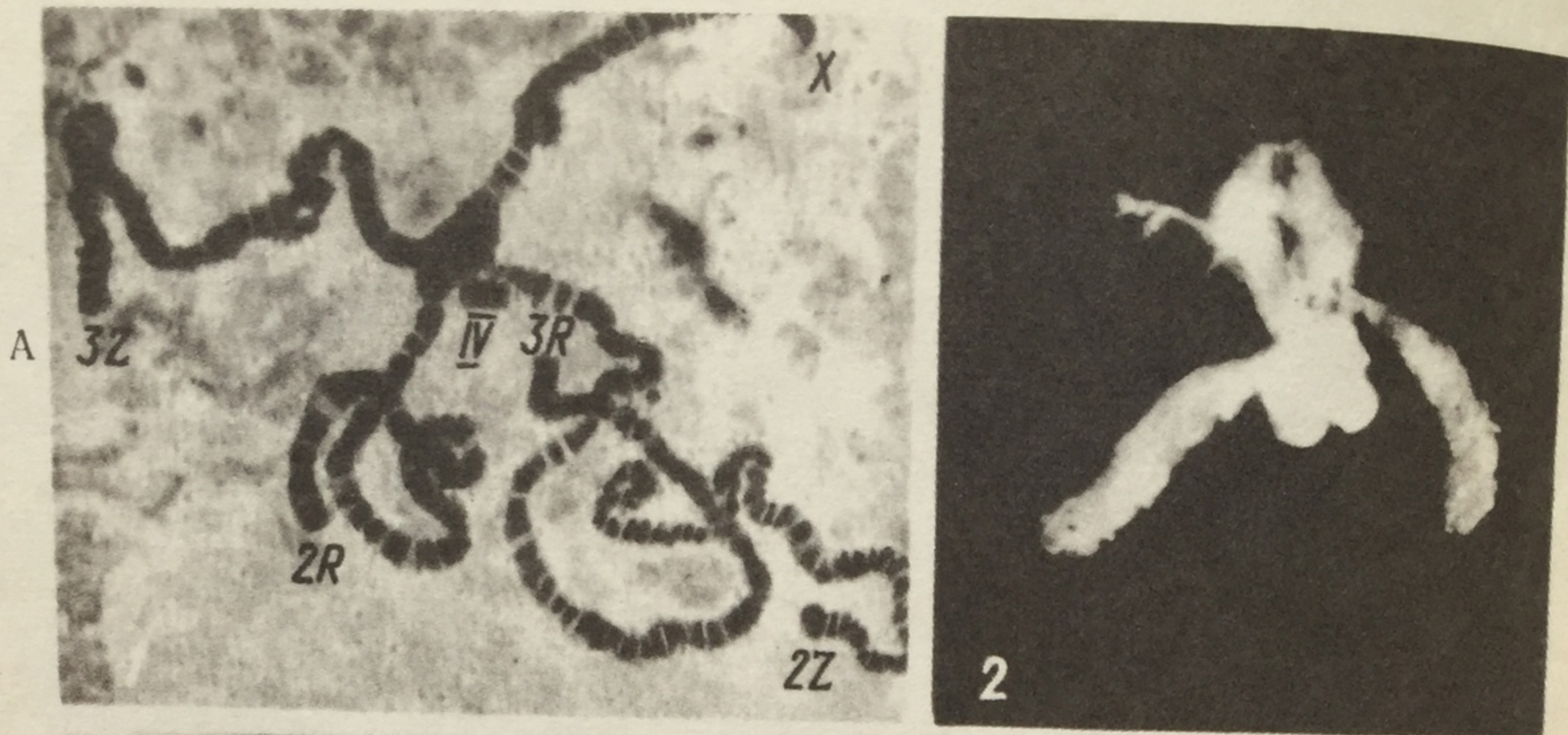


Б. Кариотипы разных видов растений и животных:

1 — гальтония (*Galtonia* sp.); 2 — башмачник (*Crepis capillaris*); 3 — лук (*Allium cepa*); 4 — лен (*Linum usitatissimum*); 5 — ячмень (*Hordeum vulgare*); 6 — гаплоглаппус (*Haplorappus gracilis*); 7 — клевер (*Trifolium pratense*); 8 — человек (*Homo sapiens*); 9 — кузнечик (*Stenobothrus lineatus*); 10 — мышь (*Mus musculus*); 11 — курица (*Gallus domesticus*); 12 — аскарида (*Ascaris megalocephala*).



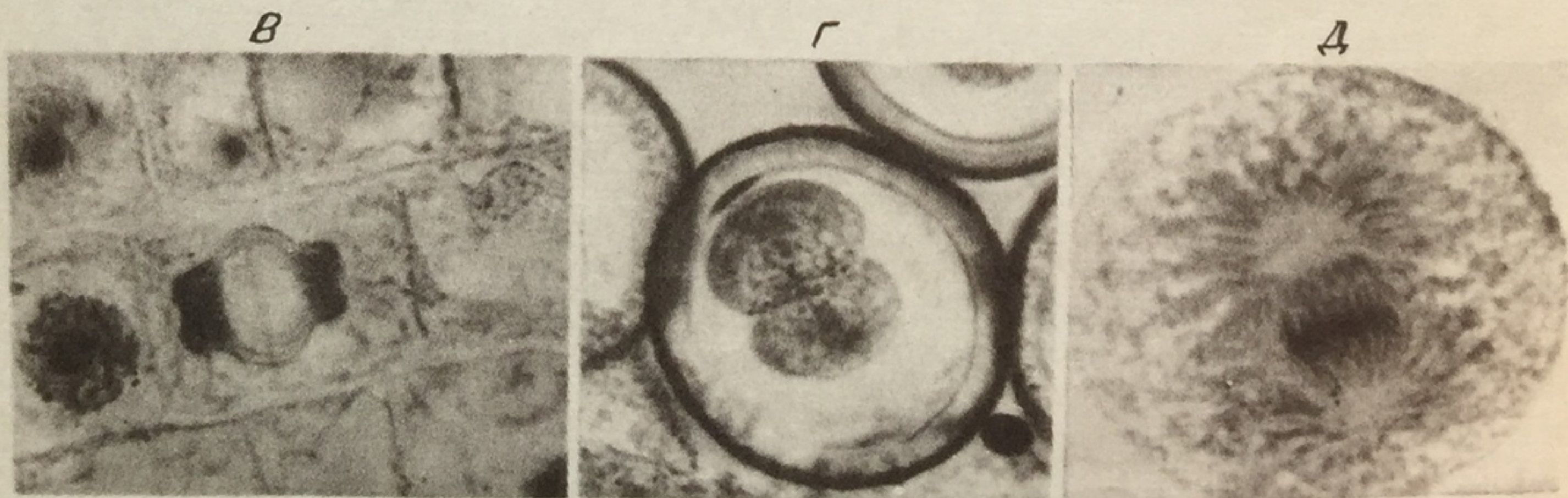
Таблица II



Б

А. Гигантские хромосомы (1) в ядре клетки слюнных желез (общий вид — 2) дрозофилы (*Drosophila melanogaster*). Обозначены номера и названия плеч хромосом.

Б. Фотография продольного среза кончика корешка боба (*Vicia faba*): 1 — интерфаза; 2 — профаза; 3 — метафаза; 4 — анафаза; 5 — телофаза.



В. Цитокинез в клетке кончика корешка лука (*Allium cepa*).

Г. Цитокинез при первом делении дробления оплодотворенного яйца аскариды (*Ascaris megalocephala*).

Д. Веретено деления и центросферы при первом делении дробления зиготы кольчатого червя (*Polychaeta* sp.).

А

6

А. Мицелий гриба *Aspergillus nidulans* в фазе I; пыльца.

Б

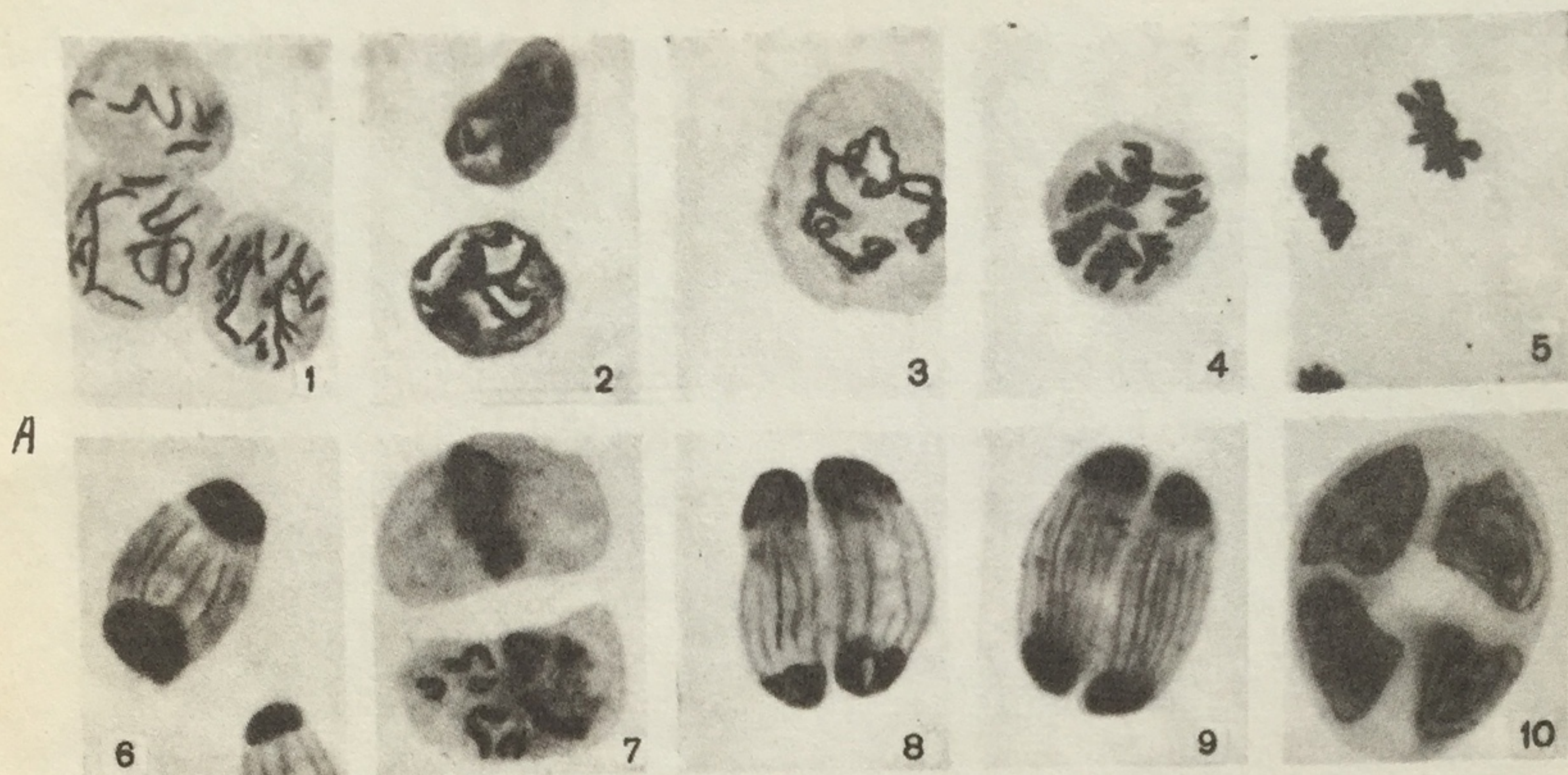
Б. Стадия профаза I в клетке *Notophthalmus viridescens*.

Г

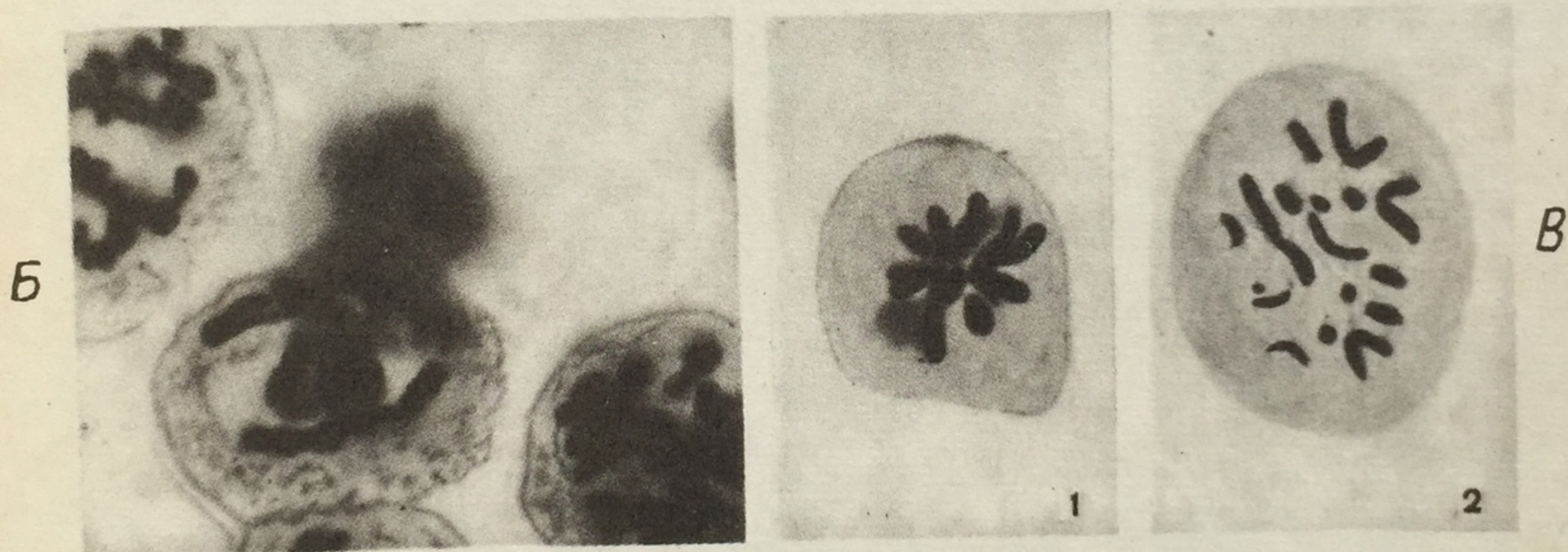
Г. Бивалентные хромосомы аскариды (*Ascaris* sp.).



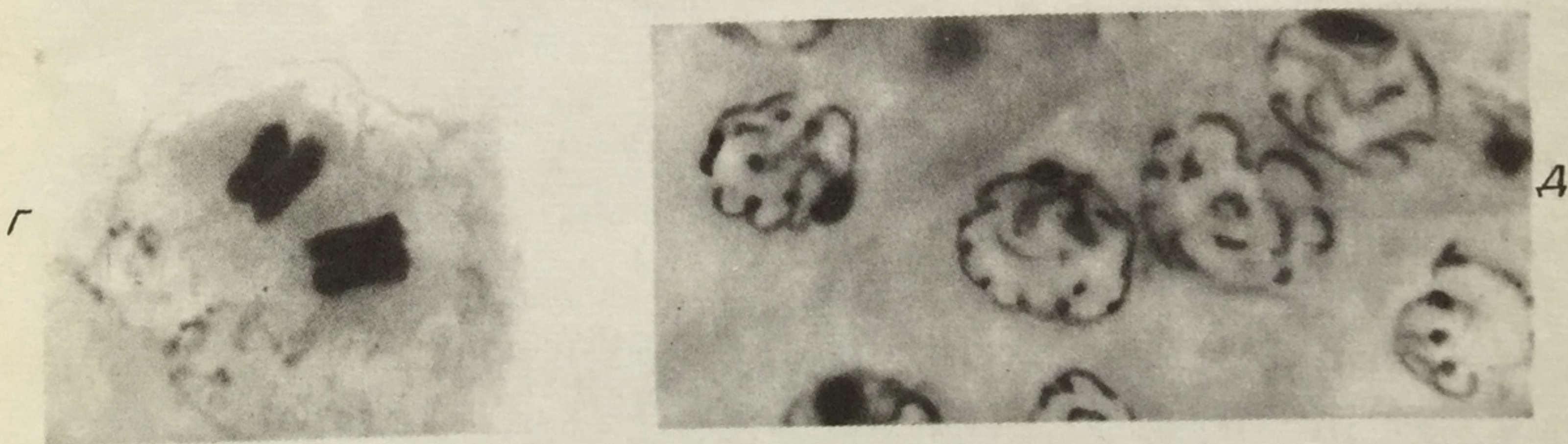
Таблица III



А. Микрофотографии стадий мейоза в пыльниках лука (*Allium cepa*): 1—3 — профаза I (1 — лептонема, 2 — пахинема, 3 — диплонема); 4 — метафаза I; 5 — анафаза I; 6 — телофаза I; 7 — метафаза II; 8 — анафаза II; 9 — телофаза II; 10 — тетрада пыльца.



Б. Стадия диплономы (профаза I) в клетках семенника кузнечика (*Stegodytes lineatus*). Видны хиазмы. В. Метафаза II (1) и метафаза митоза (2) в клетках семенника кузнечика.

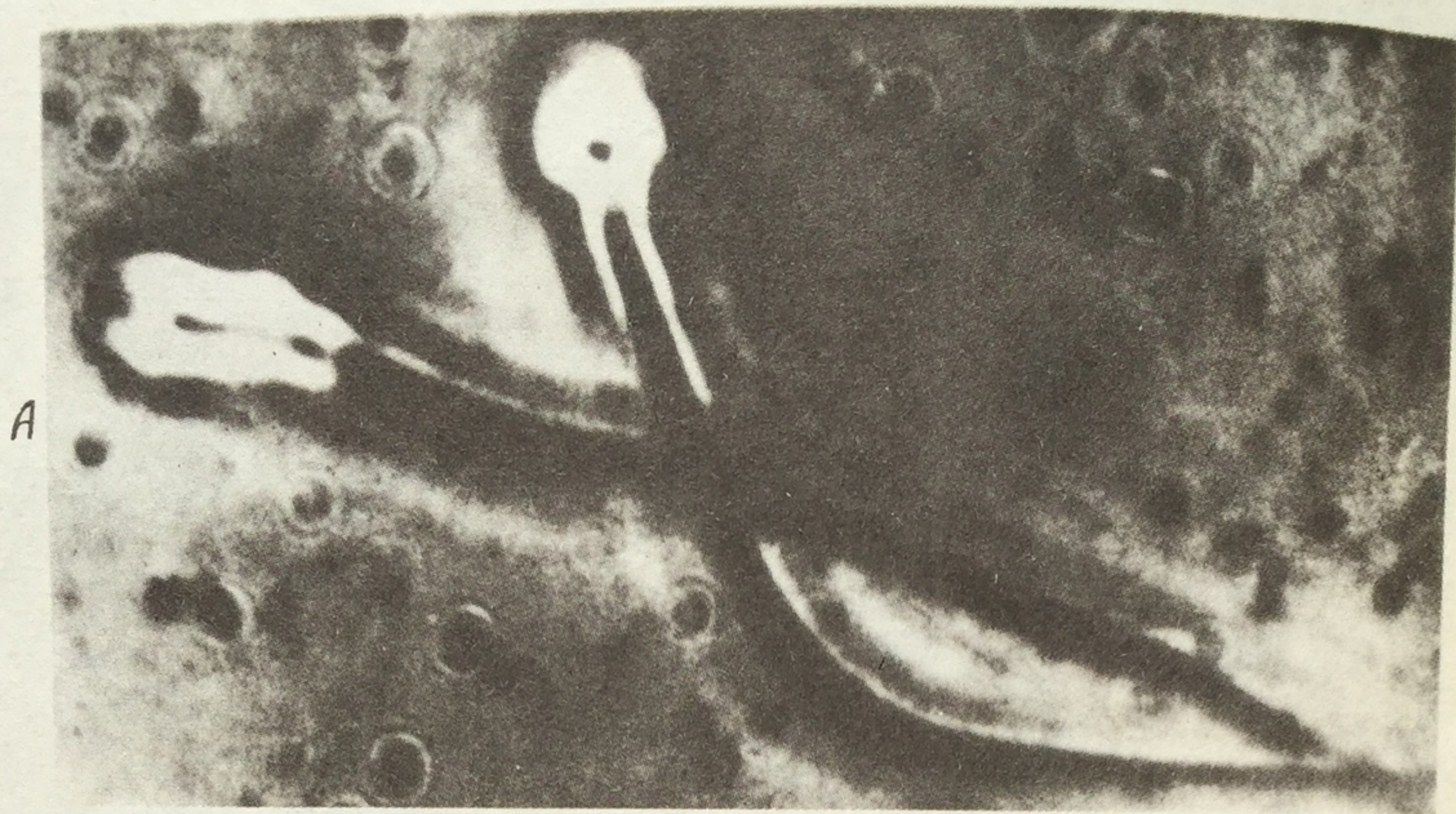


Г. Биваленты в профазе I у аскариды (*Ascaris megalocephala*).

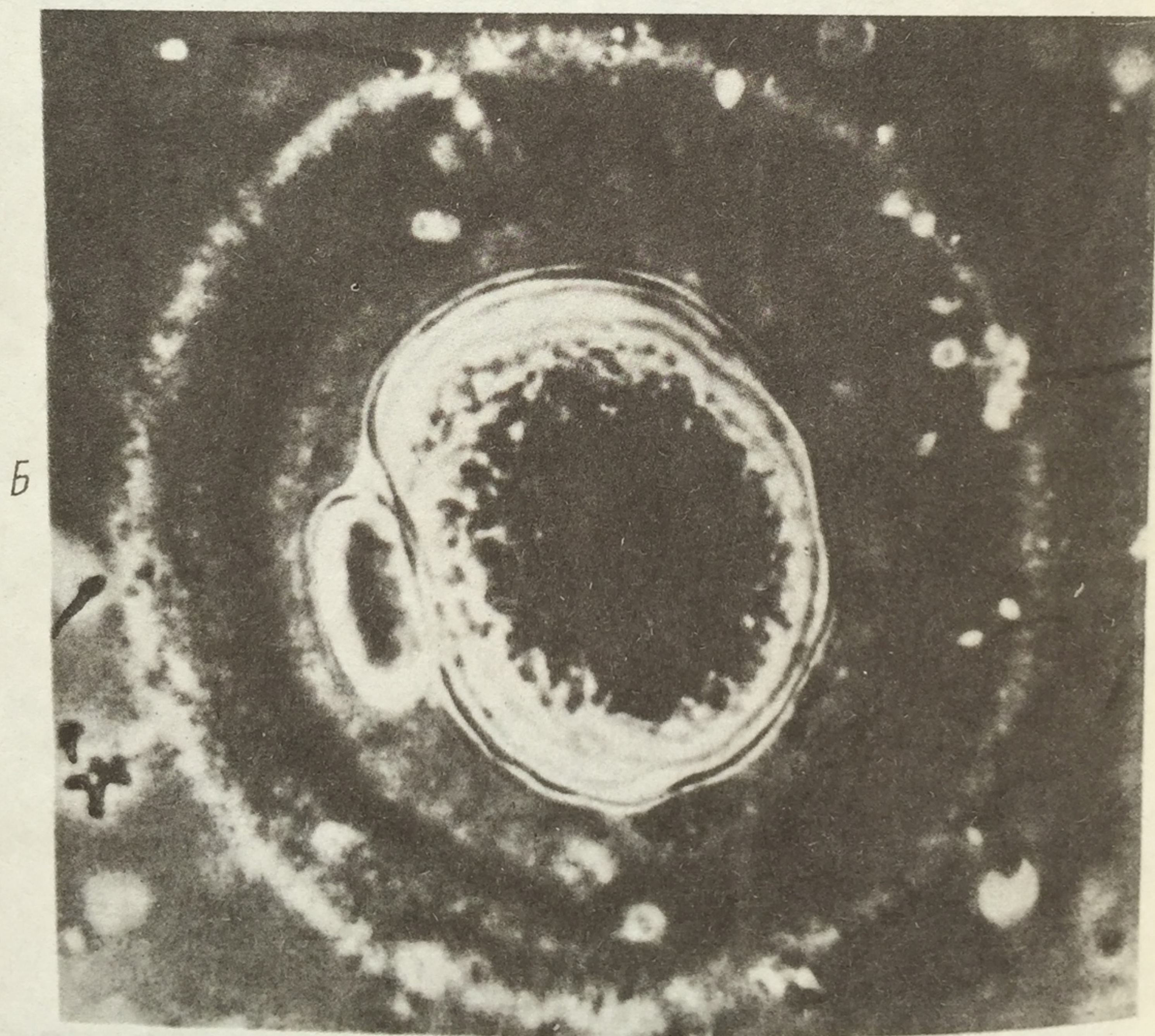
Д. Стадия лептономы (профаза I) в клетках семенника кузнечика. Видны половые хромосомы.



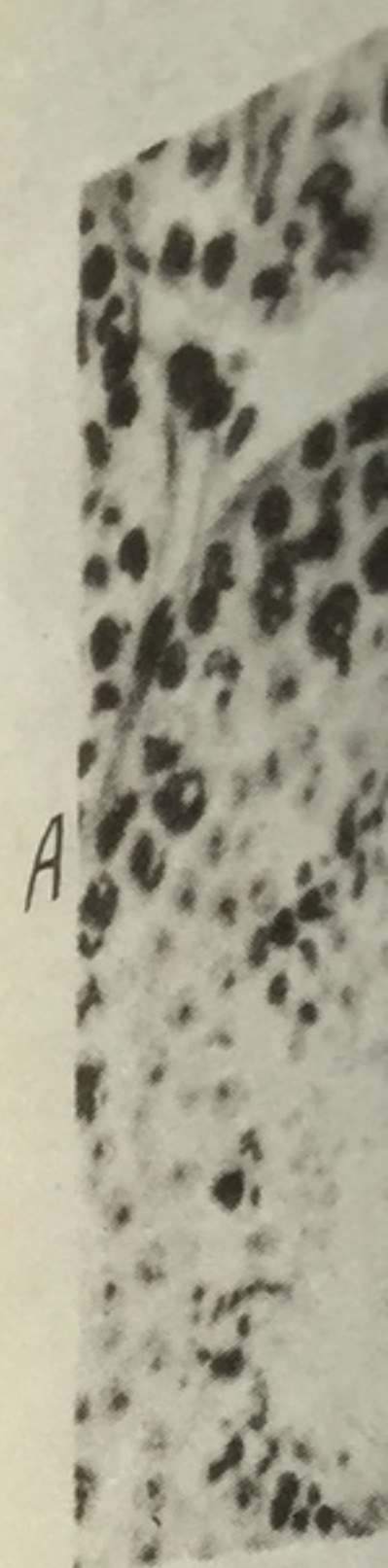
Таблица IV



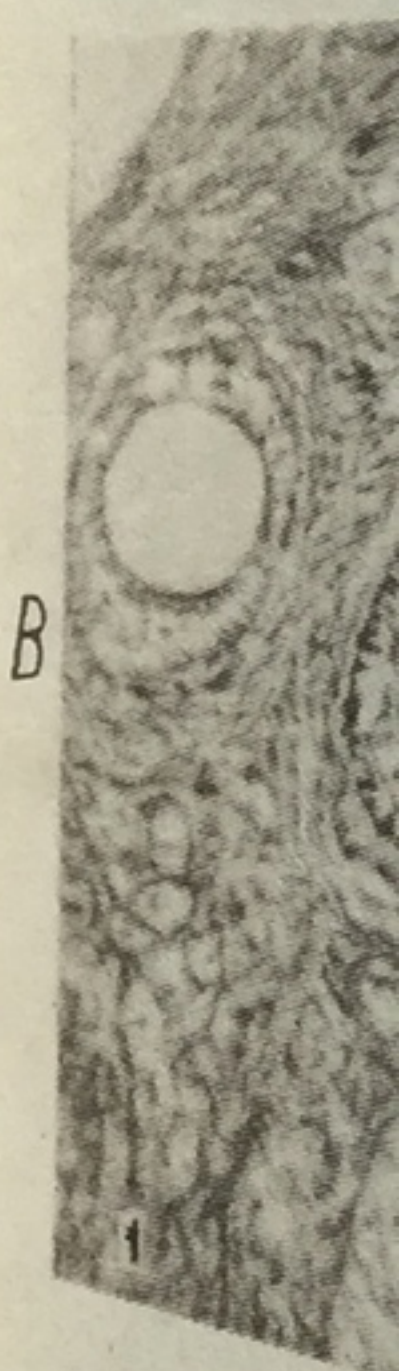
А. Сперматозоиды человека.



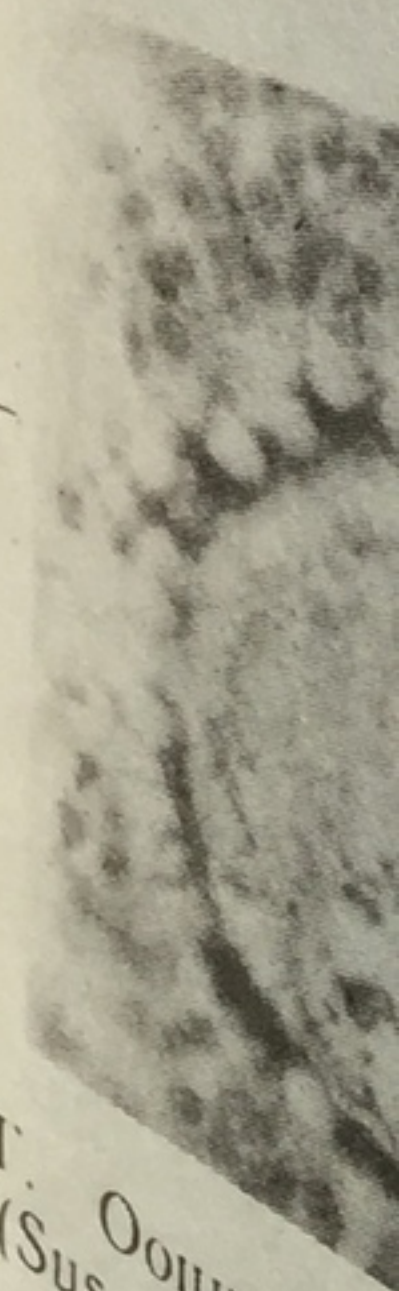
Б. Яйцеклетка и направительное тельце человека.



А. Микроф  
ной канал



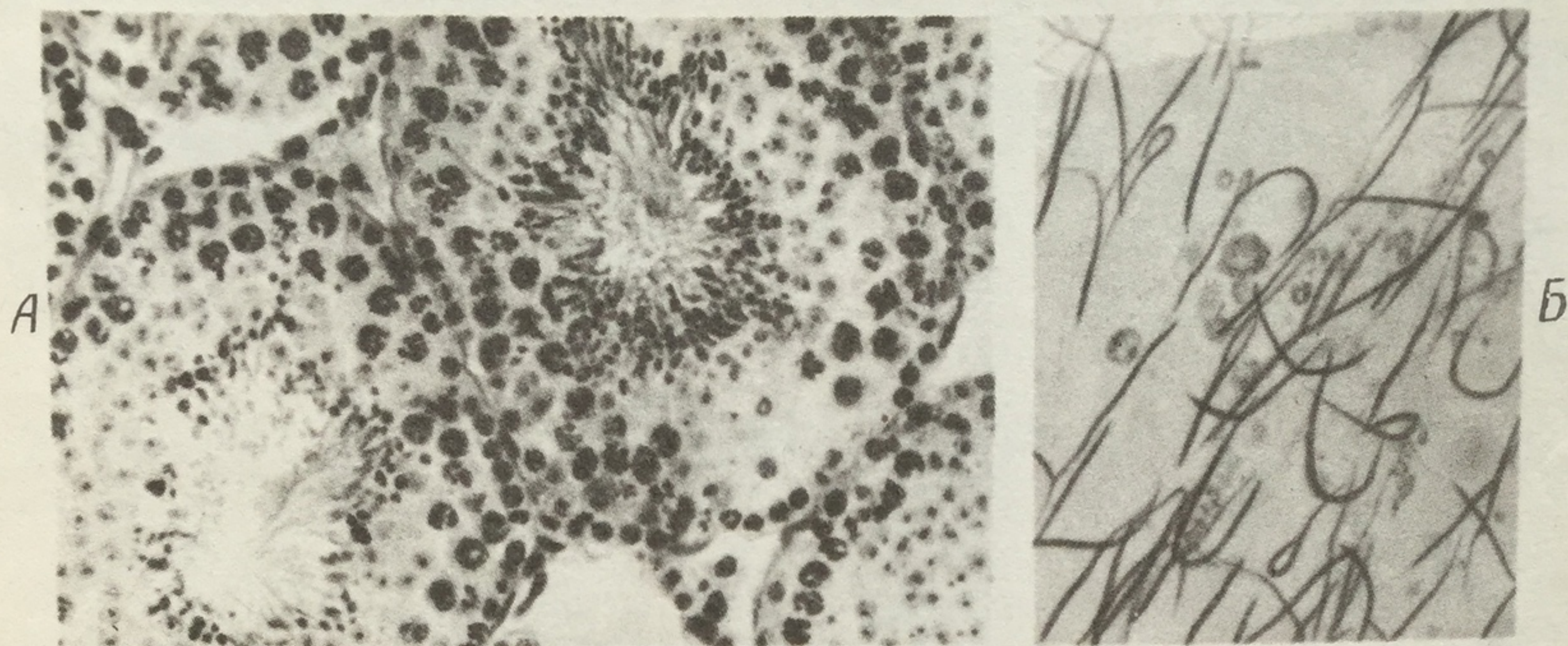
В. Микроф  
ный фоллик



Г. Ооцит  
(Sus scrofa do

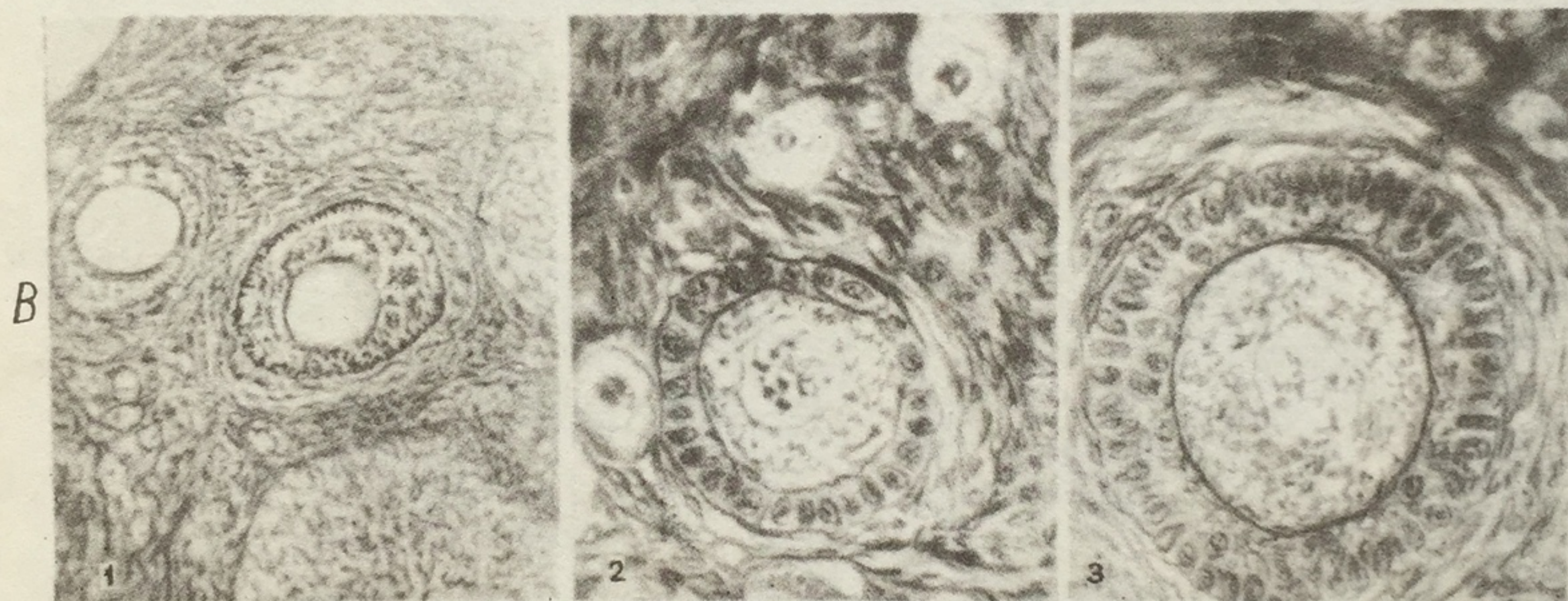


Таблица V

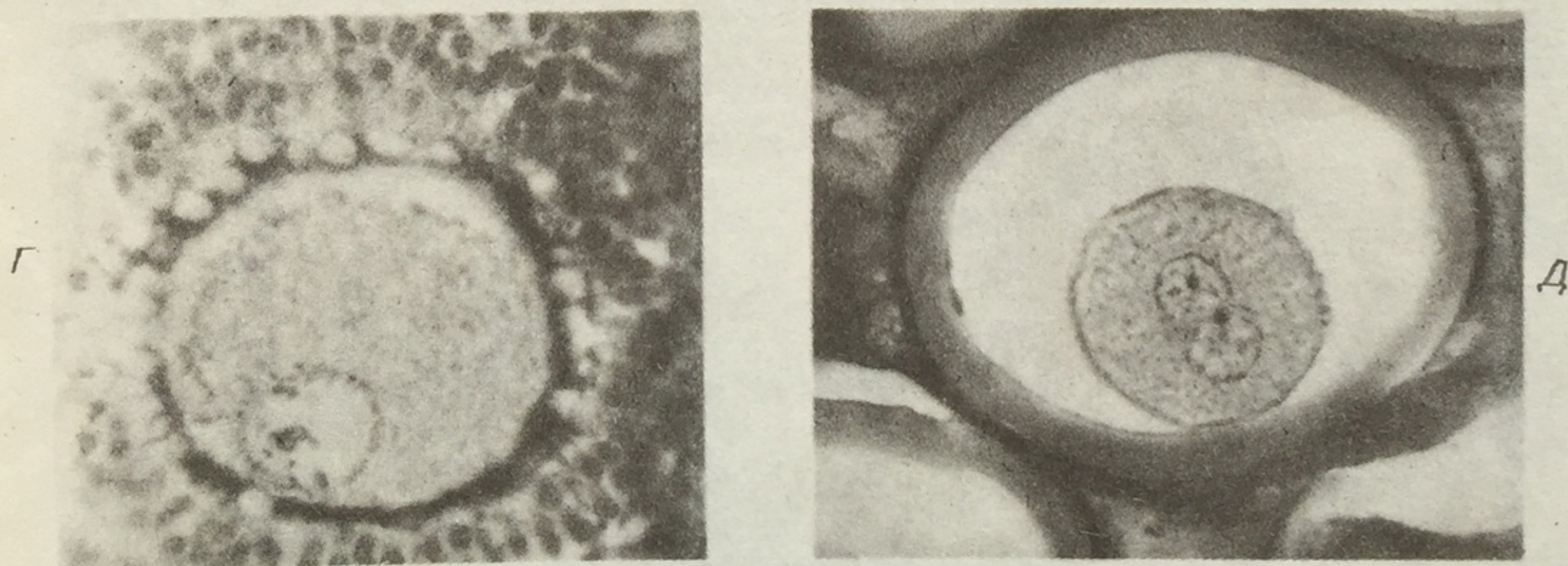


А. Микрофотография поперечного среза через семенной каналец семенника мыши (*Mus musculus*).

Б. Мазок спермы лягушки (*Rana* sp.).



В. Микрофотография среза яичника кролика (1). Однослойный примордиальный фолликул (2) и многослойный фолликул (3).

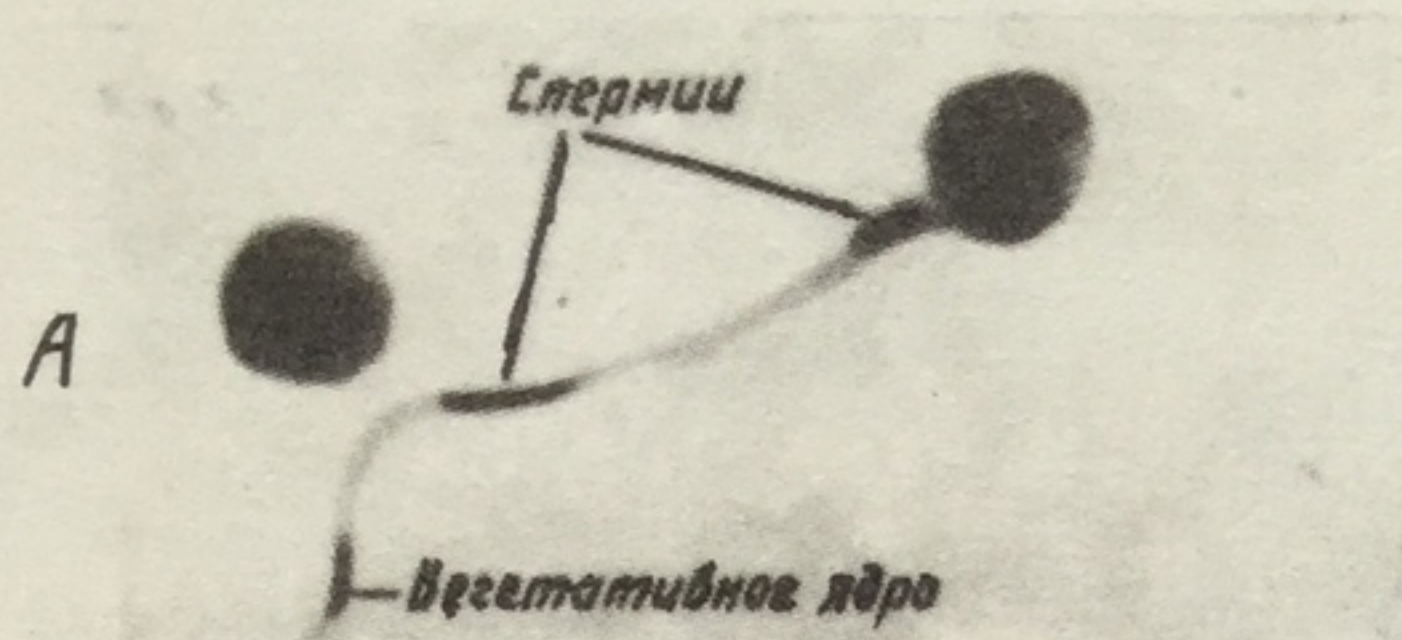


Г. Ооцит I в яичнике свиньи (*Sus scrofa domestica*).

Д. Слияние двух пронуклеусов у аскариды (*Ascaris megalocephala*).



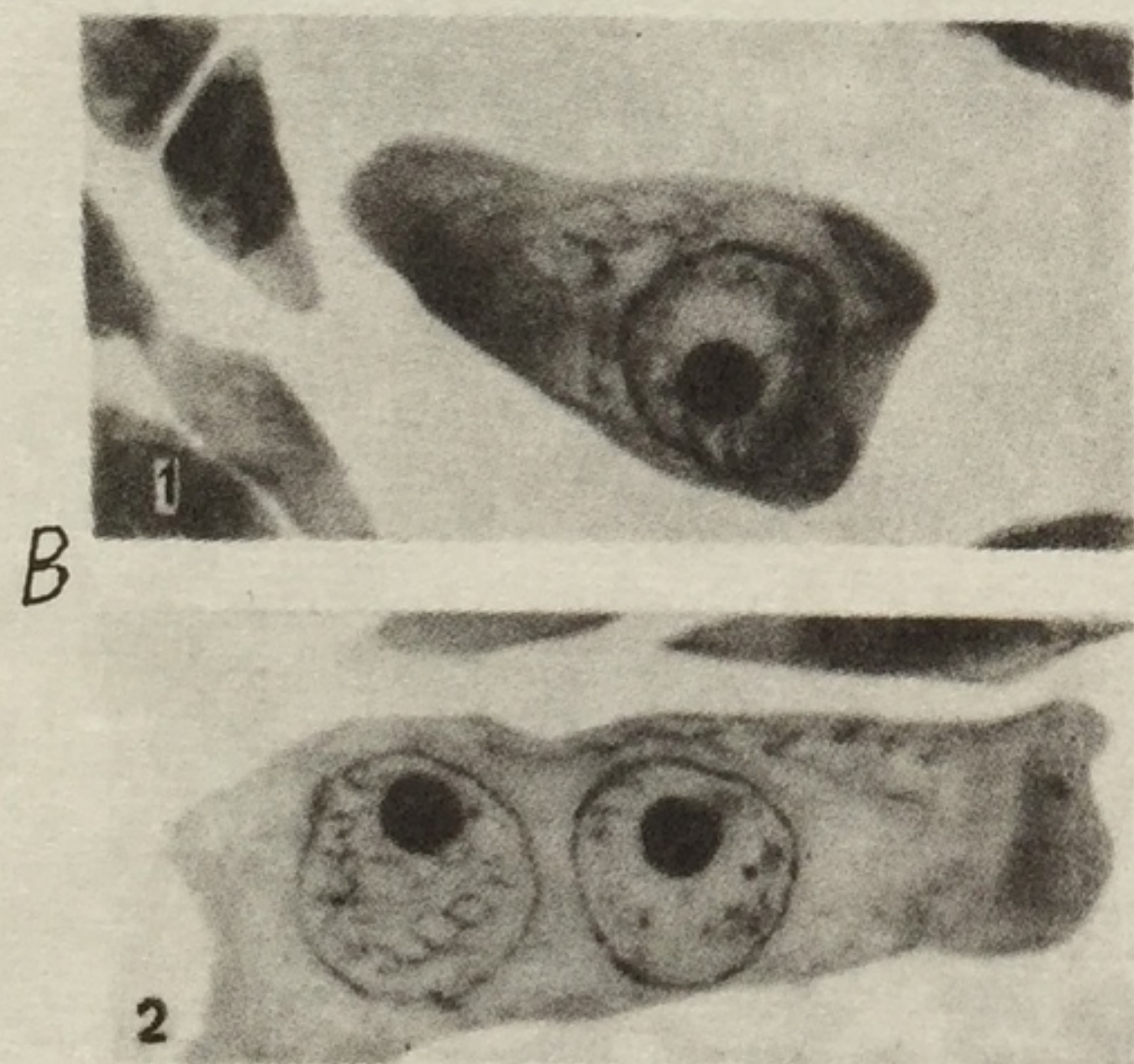
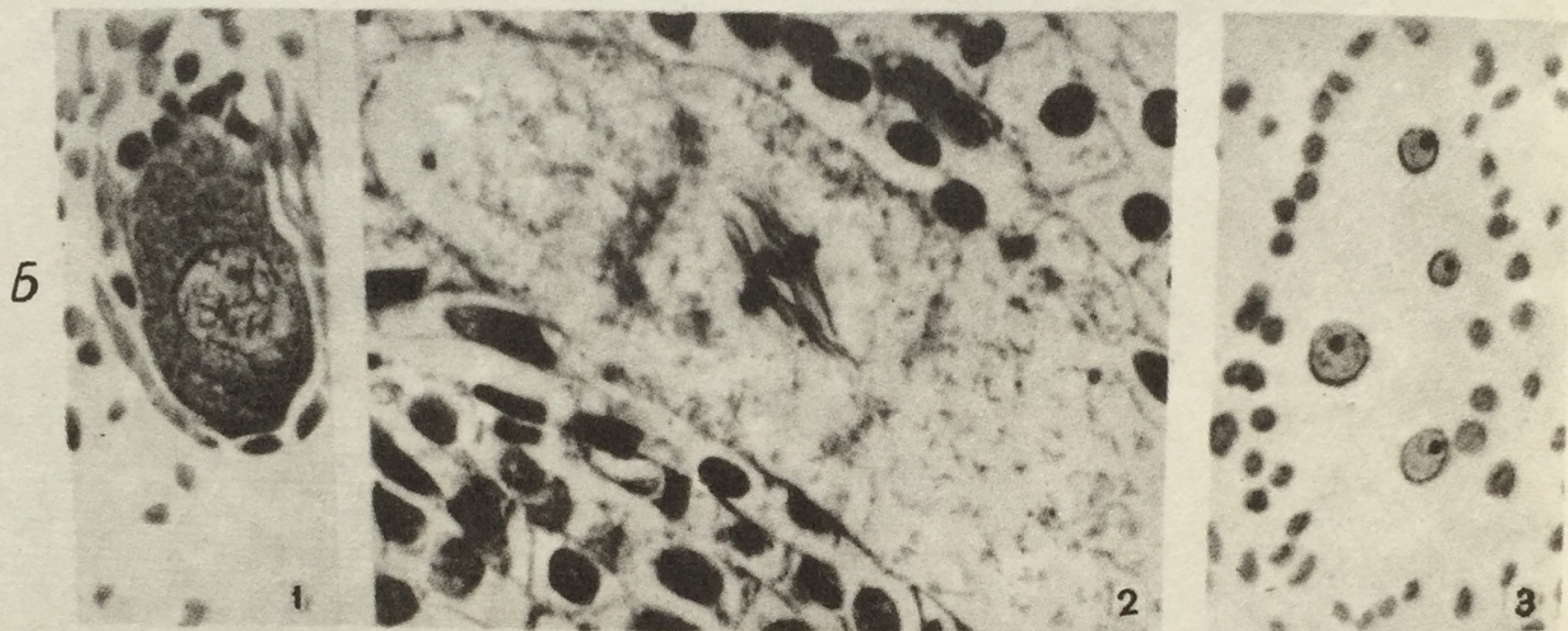
Таблица VI



А. Прорастающие пыльцевые зерна ландыша (*Convallaria majalis*).

Б. Метаспорогенез у лилии (*Lilium umbellatum*):

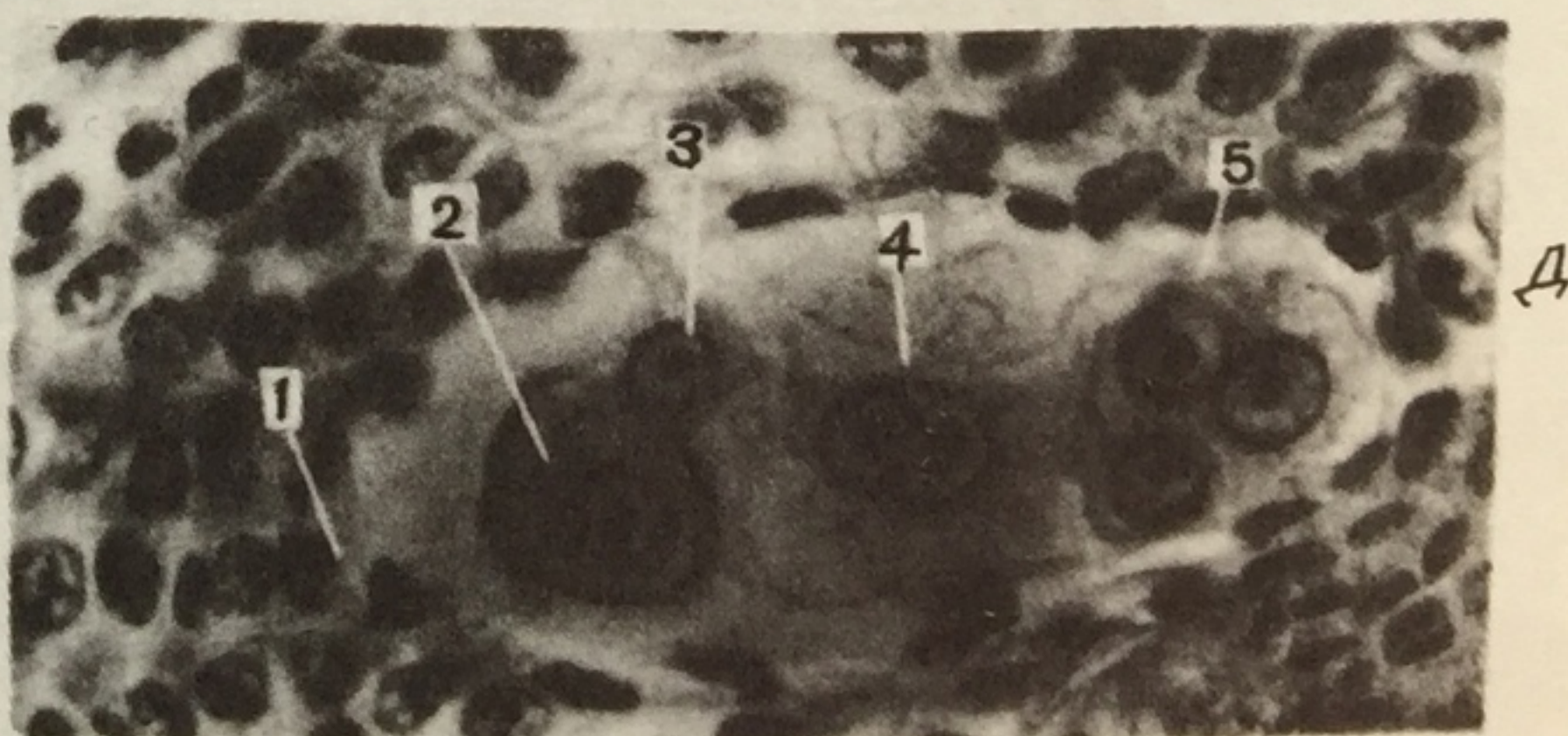
1 — профазы I; 2 — метафазы I; 3 — четыре ядра, образовавшиеся в результате двух мейотических делений в материнской клетке мегаспоры.



В. Одноядерный (мегаспора) (1) и двуядерный (2) зародышевые мешки в семязпочке лука (*Allium cepa*).



Г. Четырехядерный зародышевый мешок у лука.

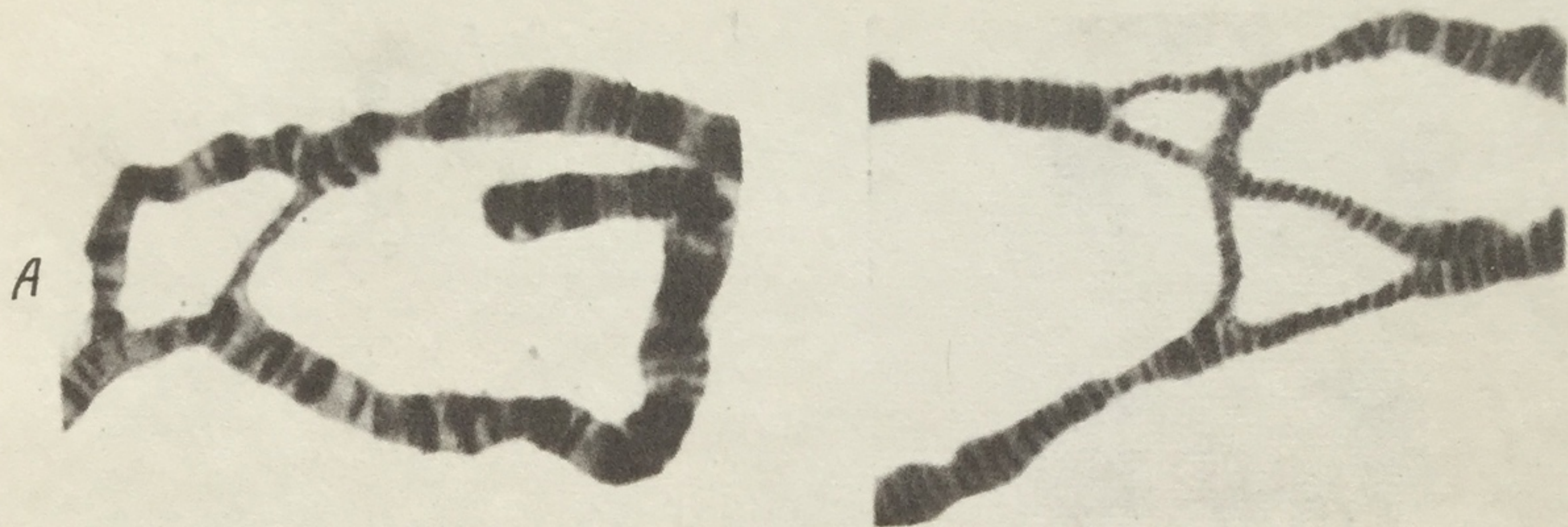


Д. Восьмиядерный зародышевый мешок *Delphinium* sp.:

1 — микропиле; 2 — синергиды; 3 — яйцеклетка; 4 — полярные ядра; 5 — антиподы.



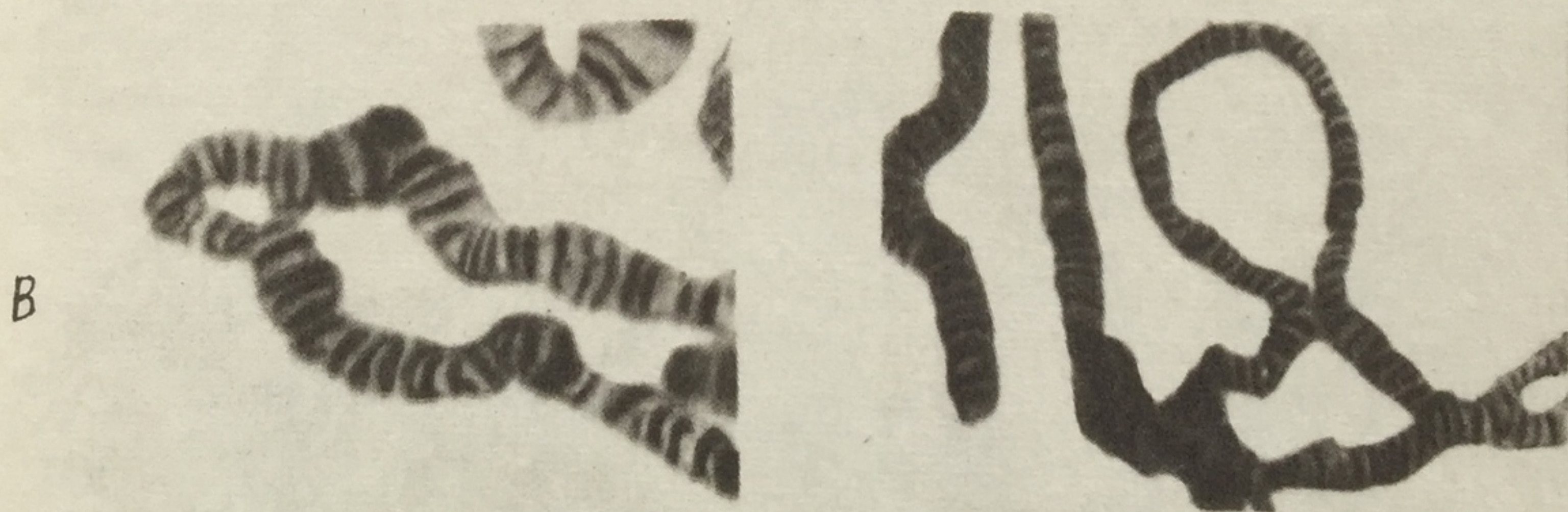
Таблица VII



А. Участок гигантских хромосом слюнных желез дрозофилы при наличии транслокации в гетерозиготном состоянии (микрофотография). (См. рис. 32.)



Б. Участок гигантской хромосомы слюнных желез дрозофилы при наличии инверсии в X-хромосоме в гетерозиготном состоянии в двух случаях (микрофотографии). (См. рис. 33.)

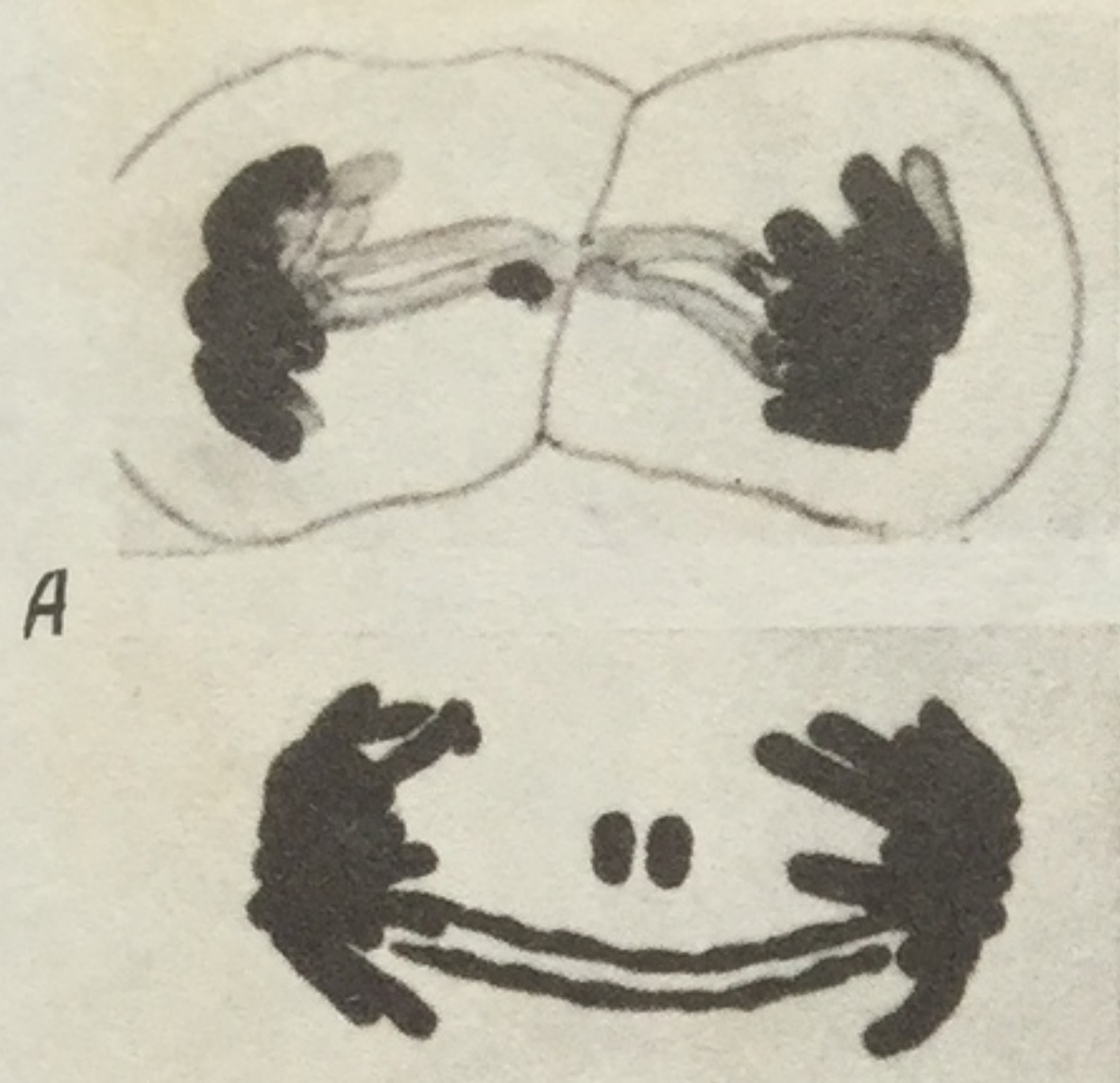


В. Участок гигантской хромосомы слюнных желез дрозофилы при наличии крупной нехватки в гетерозиготном состоянии (микрофотографии). (См. рис. 34.)

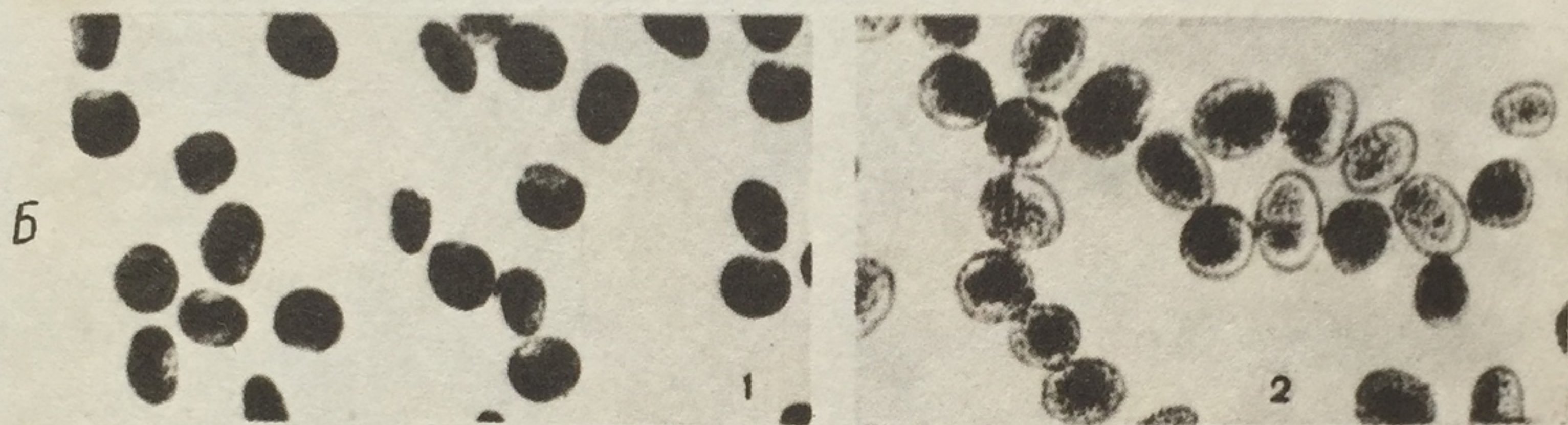


# Таблица VIII

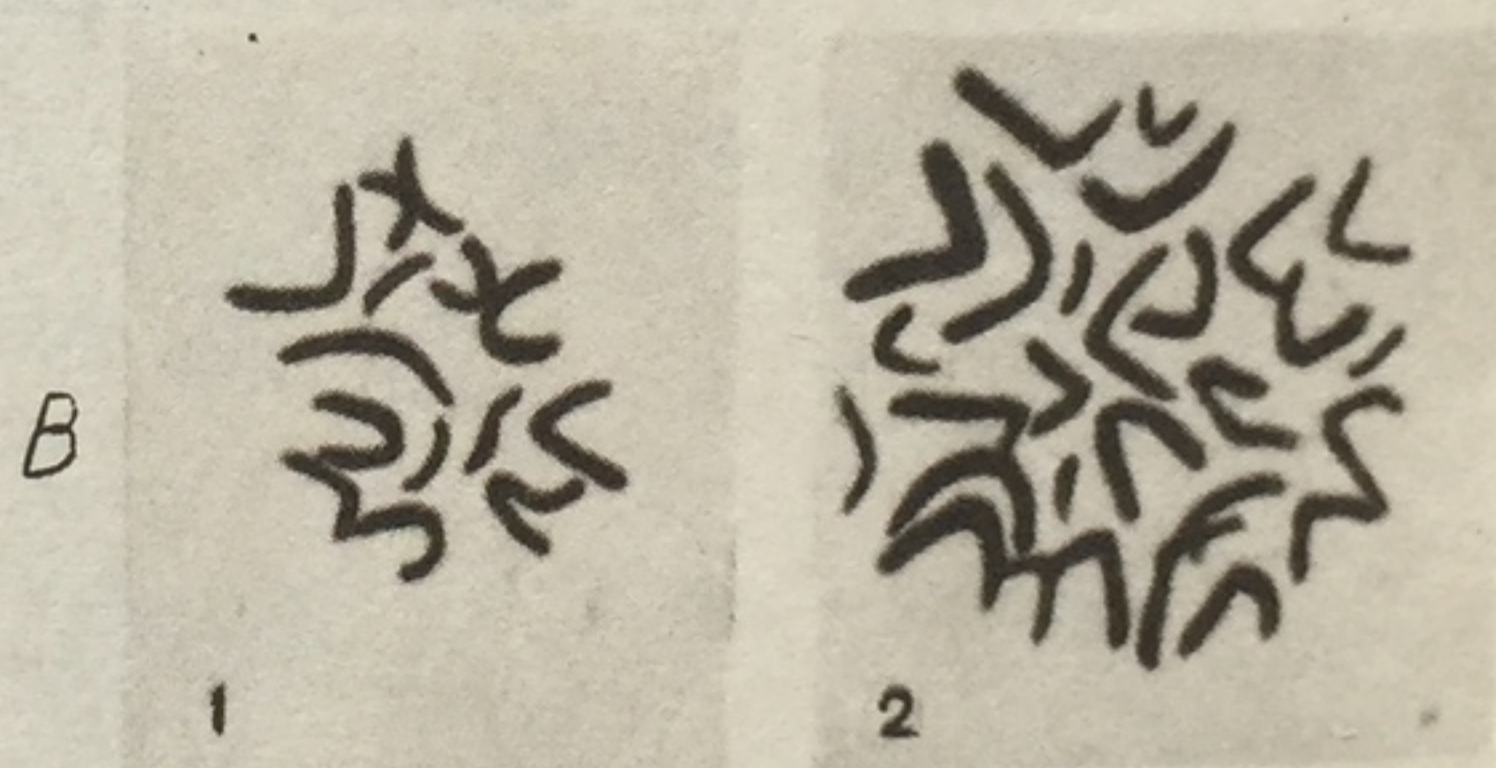
А. Мосты и фрагменты в клетке.



Б. Пыльца диплоидной (1) и тетраплоидной (2) ржи.

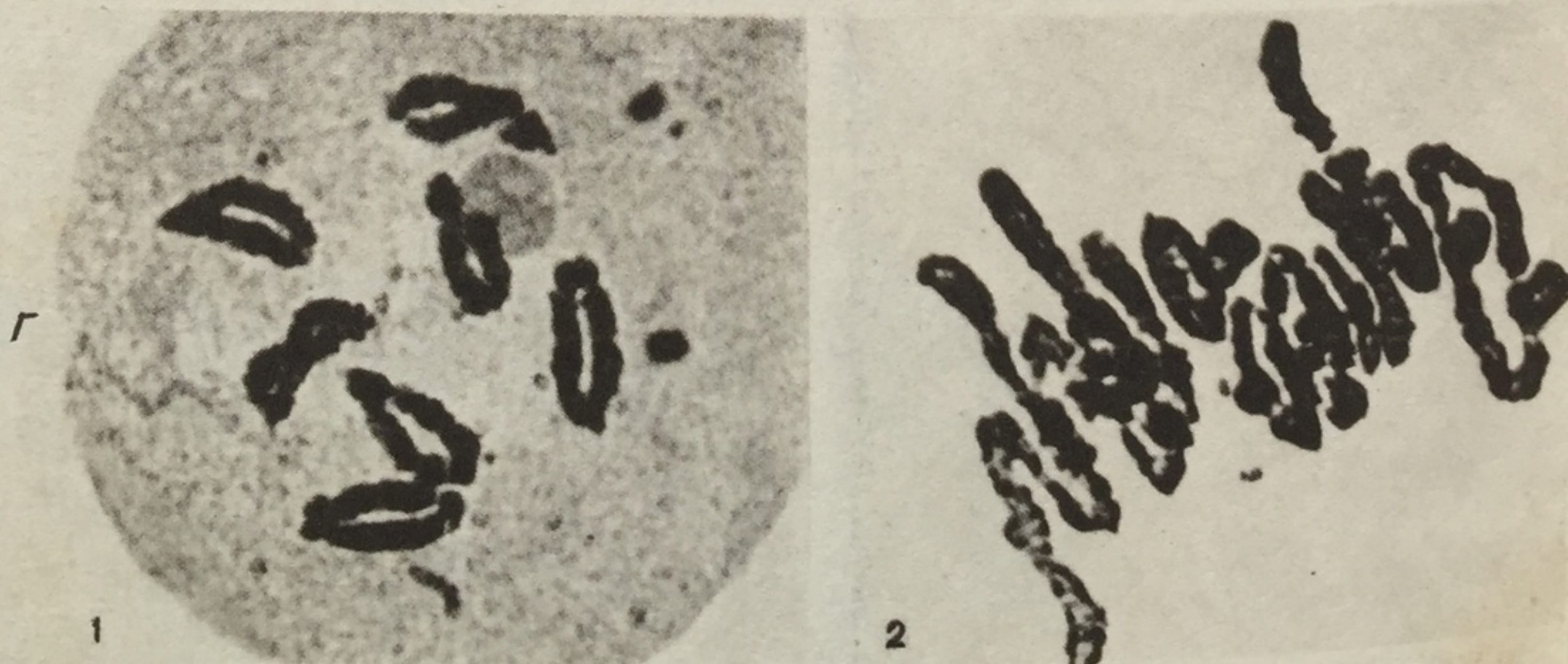


В. Карiotипы диплоидной (1) и тетраплоидной (2) ржи.



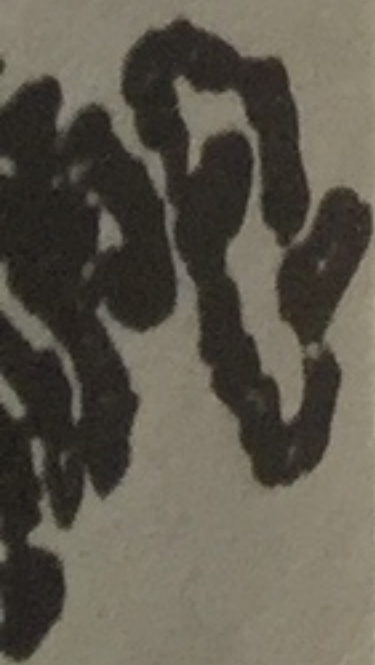
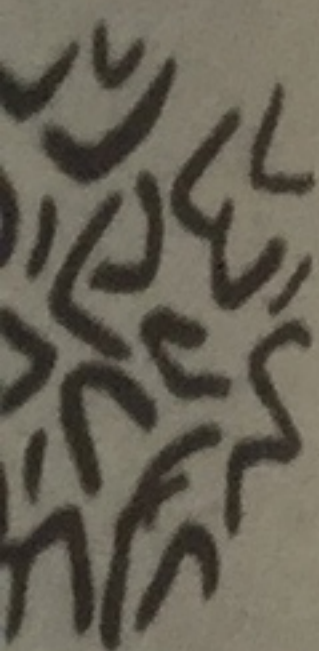
Г. Мейоз:

1 — стадия диакинеза профазы I у диплоидной ржи; 2 — метафаза I у тетраплоидной ржи. Видны мультиваленты.





етраплоид-





65 K.



ВУКОВОЦТВО Ж ПРАЧУЖИ ЗАЧУМ ОИ ОУНУНУ